

Université de Montréal

Influence relative des semenciers, du type de couvert végétal et des variables
abiotiques sur l'établissement des semis arborescents en milieu forestier après
déboisement

Par

Bastien Fontaine

Département des sciences biologiques
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
En vue de l'obtention du grade de
Maîtrise ès sciences (M.Sc)
en Sciences biologiques
option écologie

Novembre 2006

© Bastien Fontaine 2006



OK

3

US4

2007

V.003

AVIS

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :
Influence relative des semenciers, du type de couvert végétal et des variables
abiotiques sur l'établissement des semis arborescents en milieu forestier après
déboisement

Présenté par :
Bastien Fontaine

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Président-rapporteur : M. Jacques Brodeur

Directeur de recherche : M. André Bouchard

Codirecteur de recherche : M. Jacques Brisson

Membre du jury : M. Alain Cogliastro

Table des matières

Liste des figures.....	iii
Liste des tableaux.....	iv
Résumé.....	v
Abstract.....	vii
Remerciements.....	ix
Liste des sigles : codes des principales espèces.....	x
1. Introduction.....	1
2. Matériel et méthodes.....	9
2.1. Territoire à l'étude.....	9
2.2. Échantillonnage.....	13
2.2.1. Recouvrements.....	14
2.2.2 Semis arborescents.....	15
2.2.3. Composition de la bordure	15
2.2.4. Variables environnementales.....	16
2.3. Méthodes.....	17
2.3.1. ACP Analyse en composantes principales.....	17
2.3.2. Analyse canonique de redondance (ACR-RDA).....	18
2.4. Effet de la composition de la bordure sur les semis arborescents....	19
2.5. Effet des variables environnementales sur les semis arborescents.....	19
2.6. Formation des groupes de végétation.....	20
2.7. Effet de la composition du couvert sur les semis arborescents.....	21
2.8. Partition de la variation.....	22

3. Résultats et discussion.....	24
3.1. Influence de la composition des semenciers en bordure.....	27
3.2. Variables environnementales.....	28
3.2.1. Les gradients de perturbations et d'humidité.....	28
3.2.2. Influence du gradient d'humidité sur les semis d'arbres...	32
3.2.3. Influence des variables abiotiques sur les espèces arborescentes.	32
3.3. Classification et résistance du couvert herbacé et arbustif.....	39
3.3.1. Description des groupes.....	39
3.3.2. Influence du couvert. Semis arborescents par espèces.....	40
3.3.3. Effet des groupes de végétation sur la somme des semis.....	44
3.3.4. Résistance des espèces dominantes.....	51
3.4. Part relative des trois ensembles de facteurs.....	56
4. Conclusions.....	63
Références.....	65

Liste des figures

Figure 1. Portion de la ligne Des Cantons-Saint-Césaire à l'étude.....	10
Figure 2. Gradients de perturbation et d'humidité.....	29
Figure 3. Influence de la composition des semenciers de bordure sur les espèces de semis arborescents.....	30
Figure 4. Effet des variables abiotiques sur les espèces de semis arborescents.....	36
Figure 5. Effet des groupes de végétations sur les espèces de semis arborescents....	41
Figure 6. Densité des semis arborescents totaux pour chacun des groupes de végétation (a) en 2001, (b) en 2002, (c) en 2003.....	47
Figure 7. Partition du pouvoir explicatif des trois ensembles de variables (a) en 2001, (b) en 2002, (c) en 2003.....	57

Liste des tableaux

Tableau I. Densité de semis arborescents 2001-2003.....	25
Tableau II. Potentiel explicatif des variables abiotiques retenues.....	33
Tableau III. Moyennes climatiques de trois stations locales représentatives.....	34
Tableau IV. Composition des groupes de végétation.....	38
Tableau V. Relation entre densité de semis arborescents des transects et nombre de portions des transects occupés par un groupe de végétation donné.....	46

Résumé

La phase d'établissement des semis arborescents après déboisement est une étape peu étudiée mais probablement décisive dans l'orientation de la succession. Le but de l'étude est d'évaluer l'influence (1) de la composition des semenciers en bordure, (2) des principales variables abiotiques, et (3) de la composition des différents couverts de végétation, sur l'établissement des semis arborescents.

Un corridor récemment déboisé, en Estrie dans le sud Québec, pour la construction d'une ligne à haute tension a été échantillonné pendant trois ans. Sur 48 km, 58 transects représentatifs ont été sélectionnés. À chacune des stations les semis arborescents ont été dénombrés et caractérisés. Les différentes variables abiotiques ont également été évaluées (dépôt de surface, pierrosité, pente, altitude). Les semenciers en bordure ont été caractérisés et les recouvrements de toutes les espèces herbacées ou arbustives ont été évalués. Ces couverts de végétation ont été classifiés en dix groupes pour chaque année de données.

La part relative de la variation attribuable à chacun de ces trois ensembles de facteurs est déterminée ; l'évolution du système dans le temps est décrite. La composition des semenciers semble le facteur qui d'année en année influe le plus sur l'établissement des semis (32% à 34% de la variation). Les variables abiotiques expliquent une part restreinte mais stable (17% à 20%) de la variation observée. Le groupe de végétation du couvert explique une part croissante (de 9% en 2001 à 22% de la variation en 2003) au cours de la période échantillonnée, phénomène explicable par la structuration croissante du couvert. Les espèces pionnières préfèrent les situations qui minimisent la compétition alors que certaines espèces comme les frênes et le sapin baumier s'accommodent mieux d'un couvert plus dense. De façon générale les couverts

dominés par les scirpes et les carex sont les plus résistants aux semis d'arbres. En milieu mésique, les couverts dominés par *Solidago canadensis* L. offrent les meilleures perspectives de résistance à long terme.

Mots-clé : ACR, groupements K-means, partition de la variation, semis arborescents, succession, semenciers, potentiel d'inhibition, facilitation, invasion par les arbres, emprises.

Abstract

The establishment phase of tree seedlings following clear cutting hasn't received a great deal of attention, nevertheless it could be a decisive stage in the future orientation of the succession. The aim of this study is to evaluate the influence of (1) seed tree on the edge of the forest, (2) environmental variables, and (3) the composition of the vegetation cover, on establishment of tree seedlings.

A line corridor recently deforested, in Eastern Townships (southern Quebec), for a high-tension power line has been sampled during three years. Within a 48 km distance, 58 representative transects have been selected. For each of them, arborescent seedlings were counted and characterized. Environmental variables were noted or measured (surface deposits, stoniness, slope, elevation). Seed trees on the edge were identified and characterized and the cover of each species (herbs and shrubs) was evaluated. These cover communities were classified in ten vegetation groups for each year of sampling.

The relative part of the variation is attributed to these three factors, and the evolution of the system through time is described. The species composition of seed trees on the edge was found to explain the most important part in the variation of tree seedlings (32% to 34% of the variation). Environmental variables explained together a quite moderate but stable part (17% to 20%) of the observed variation. Vegetation groups were found to explain an increasing part of tree seedlings (from 9% in 2001 to 22% of the variation in 2003) during the period. This fact can be explain by the increasing structuration of the cover. Pioneer species prefer situation that minimize competition, but ashes and balsam fir could be better adapted to a denser cover. In general, covers dominated by *Scirpus spp.* and *Carex spp.* are the most resistant to tree

seedlings. In mesic sites, cover dominated by *Solidago canadensis* L. offers the best perspectives for long-term resistance.

Key words : RDA, K-means, variation partitioning, tree seedlings, succession, seed trees, inhibition potential, facilitation, tree invasion, right-of-ways.

Remerciements

Je tiens à remercier M. André Bouchard, professeur titulaire, et jusqu'à tout récemment directeur de l'Institut de recherche en biologie végétale, de bien avoir voulu accepter de diriger mon travail de maîtrise malgré un agenda plus que chargé. Ses directives m'ont toujours été d'un précieux secours.

Je garde aussi une profonde reconnaissance à M. Jacques Brisson, professeur au Département des sciences biologiques de l'Université de Montréal pour la confiance qu'il m'a témoignée, mais aussi pour sa générosité dans l'encadrement de mon projet. Les connaissances et l'expérience acquises dans son laboratoire représentent pour moi une richesse inestimable.

Mes respectueuses salutations à M. Pierre Legendre, professeur au Département des sciences biologiques de l'Université de Montréal, qui a marqué mon parcours par son enseignement et dont l'inventivité et le dynamisme ont été une inspiration pour nous tous.

Enfin, merci à M. Patrick Boivin, assistant de recherche à l'Institut de recherche en biologie végétale, qui a supervisé la réalisation de l'échantillonnage et m'a formé au travail de terrain. J'ai également tiré bénéfice des nombreuses discussions sur le projet que nous avons eues. J'aimerais lui exprimer ici toute mon amitié.

Ce travail a été rendu possible grâce à la contribution financière d'Hydro-Québec et au concours de M. François Gauthier responsable du projet à TransÉnergie. Ces travaux ont également été supportés par les fonds du Conseils de Recherche en sciences naturelles et génie du Canada, attribués à MM. André Bouchard et Jacques Brisson.

Liste des sigles Codes des principales espèces

AASA	<i>Acer saccharum</i> Marsh.	DVMY	<i>Vaccinium myrtilloides</i> Michx.
AFAM	<i>Fraxinus americana</i> L.	ELAN	<i>Lycopodium annotinum</i> L.
AQRU	<i>Quercus rubra</i> L.	ELLU	<i>Lycopodium lucidulum</i> (Michx.) = <i>Huperzia lucidula</i> (Michx.) Trevisia
ATAM	<i>Tilia americana</i> L.	ELOB	<i>Lycopodium obscurum</i> L.
AURU	<i>Ulmus rubra</i> Mühl.	EMRE	<i>Mitchella repens</i> L.
BABA	<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	FCGL	<i>Chelone glabra</i> L.
BAPN	<i>Acer pensylvanicum</i> L.	FEMA	<i>Eupatorium maculatum</i> L.
BARU	<i>Acer rubrum</i> L.	FEPE	<i>Eupatorium perfoliatum</i> L.
BBAL	<i>Betula alleghaniensis</i> Britton	FGPA	<i>Galium palustre</i> L.
BBPA	<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	FGTR	<i>Galium triflorum</i> Michx.
BBPO	<i>Betula populifolia</i> Marsh.	FHMU	<i>Hypericum mutilum</i> L.
BFNI	<i>Fraxinus nigra</i> Marsh.	FHPA	<i>Hieracium paniculatum</i> L.
BOVI	<i>Ostrya virginiana</i> (Mill.) K. Kosh	FPCI	<i>Polygonum cilinode</i> Michx.
BPBA	<i>Populus balsamifera</i> L.	FRAL	<i>Rubus allegheniensis</i> Porter.
BPDE	<i>Populus deltoides</i> Marsh.	FRID	<i>Rubus idaeus</i> L.
BPGR	<i>Populus grandidentata</i> Michx.	FROD	<i>Rubus odoratus</i> L.
BPPE	<i>Prunus pensylvanica</i> L. f.	FVHA	<i>Verbena hastata</i> L.
BPQU	<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	GAAC	<i>Aster acuminatus</i> Michx. = <i>Oclemena acuminata</i> (Michx.) E.L. Greene
BPSE	<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	GAMA	<i>Anaphalis margaritacea</i> (L.) Benth. & Hook.
BPSP	<i>Picea</i> sp.	GANU	<i>Aralia nudicaulis</i> L.
BPTR	<i>Populus tremuloides</i> Michx.	GAPU	<i>Aster puniceus</i> L. = <i>Symphyotrichum puniceum</i> (L.) Löve et Löve
BTCA	<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.	GARA	<i>Aralia racemosa</i> L.
BTOC	<i>Thuja occidentalis</i> L.	GAST	<i>Agrimonia striata</i> Michx.
BVRI	<i>Vitis riparia</i> Michx.	GAUM	<i>Aster umbellatus</i> Mill. = <i>Doellingeria umbellata</i> (Mill.) Nees.
CARU	<i>Alnus rugosa</i> (Du Roi) Spreng.	GCCN	<i>Cornus canadensis</i> L.
CCAL	<i>Cornus alternifolia</i> L. f.	GEGl	<i>Epilobium glandulosum</i> Lehm. = <i>Epilobium ciliatum</i> ssp. <i>glandulosum</i> Raf.
CCCR	<i>Corylus cornuta</i> Marsh.	GGPR	<i>Gaultheria procumbens</i> L.
CCST	<i>Cornus stolonifera</i> Michx.	GHPU	<i>Hypericum punctatum</i> Lam.
CCVI	<i>Clematis virginiana</i> L.	GLAM	<i>Lycopus americanus</i> Mühl.
CPVI	<i>Prunus virginiana</i> L.	GLUN	<i>Lycopus uniflorus</i> Michx.
CRTY	<i>Rhus typhina</i> L.	GMCN	<i>Mentha canadensis</i> L.
CSOV	<i>Carex</i> sect. <i>Ovales</i>	GPSE	<i>Penthorum sedoides</i> L.
CSPB	<i>Sambucus pubens</i> Michx.	GRHS	<i>Rubus hispidus</i> L.
CSVE	<i>Carex</i> sect. <i>Vesicariae</i>	GRPU	<i>Rubus pubescens</i> Raf.
CVLE	<i>Viburnum lentago</i> L.	GSCA	<i>Solidago canadensis</i> L.
DDLO	<i>Diervilla lonicera</i> Mill.	GSCE	<i>Solidago caesia</i> L.
DRAL	<i>Rhamnus alnifolius</i> L'Hér.		
DRRA	<i>Rhus radicans</i> L.		
DSCN	<i>Sambucus canadensis</i> L.		
DSLA	<i>Spiraea latifolia</i> (Ait.) Borkh.		
DSSP	<i>Salix</i> sp.		
DSTO	<i>Spiraea tomentosa</i> L.		
DVAL	<i>Viburnum alnifolium</i> Marsh.		
DVCA	<i>Viburnum cassinoides</i> L.		

- GSCI *Steironema ciliatum* L. Raf.
= *Lysimachia ciliata* L.
- GSGR *Solidago graminifolia* (L.) Salisb.
= *Euthamia graminifolia* (L.) Nutt.
- GSLT *Scutellaria lateriflora* L.
- GSRU *Solidago rugosa* Mill.
- HASC *Agrostis scabra* Willd.
- HBCI *Bromus ciliatus* L.
- HCCI *Carex crinita* Lam.
- HCSI *Carex stipata* Mühl.
- HDSI *Danthonia spicata* L. Beauv.
- HGAL *Geum aleppicum* Jacq.
- HGCN *Glyceria canadensis* (Michx.) Trin.
- HGGR *Glyceria grandis* Wats.
- HGMA *Geum macrophyllum* Willd.
- HGME *Glyceria melicaria* (Michx.) Hubb.
- HJTE *Juncus tenuis* Willd.
- HOBI *Oenothera Victorinii* Gates
& Catcheside
= *Oenothera biennis* L.
- HPLA *Panicum lanuginosum* Ell.
- HPNO *Potentilla norvegica* L.
- HPPA *Poa palustris* L.
- IACO *Aster cordifolius* L.
= *Symphyotrichum cordifolium* (L.)
Nesom.
- IALA *Aster lateriflorus* (L.) Britton
= *Symphyotrichum laterifolium* (L.)
Löve et Löve.
- IAMA *Aster macrophyllus* L.
- IANO *Aster novae-angliae* L.
= *Symphyotrichum novae-angliae* (L.)
Nesom
- IASI *Aster simplex* Willd.
= *Symphyotrichum lanceolatum*
(Willd.) Nesom.
- IBER *Brachyelytrum erectum* (Schreb.)
Beauv. var. *septentrionale* Babel
- IPSI *Potentilla simplex* Michx.
- IPVU *Prunella vulgaris* L.
- ISAN *Sisyrinchium angustifolium* Mill.
- ISAT *Scirpus atrovirens* Willd.
- ISCY *Scirpus cyperinus* (L.) Kunth.
- JAFI *Athyrium Filix-femina* (L.) Roth.
- JDMA *Dryopteris marginalis* (L.) A. Gray
- JDPU *Dennstaedtia punctilobula* (Michx.)
Moore
- JDSP *Dryopteris spinulosa* (O.F. Muell.)
Watt.
- JPAC *Polystichum acrostichoides* (Michx.)
Schott.
- JVST *Viola septentrionalis* Greene
= *Viola sororia* Willd. ssp. *sororia*
- KCGR *Coptis groenlandica* (Oeder) Fern.
- KDRE *Dalibarda repens* L.
- KFAM *Fragaria americana* (Porter) Britton
- KHAM *Hydrocotyle americana* L.
- KTCO *Tiarella cordifolia* L.
- KVIN *Viola incognita* Brainerd
= *Viola blanda* Willd.
- LASY *Asclepias syriaca* L.
- LCGC *Carex gracilima* Schwein.
- LDNO *Dryopteris noveboracensis* (L.)
A. Gray
= *Thelypteris noveboracensis* (L.)
Niewwl.
- LDTH *Dryopteris thelypteris* (L.) A. Gray
Thelypteris palustris Schott.
- LEQS *Equisetum* sp.
- LJEF *Juncus effuses* L.
- LJFI *Juncus filiformis* L.
- LLOR *Leersia oryzoides* (L.) Sw.
- LMST *Matteucia struthiopteris* (L.) Todaro
- LOCI *Osmunda cinnamomea* L.
- LOCL *Osmunda Claytoniana* L.
- LORE *Osmunda regalis* L.
- LOSE *Onoclea sensibilis* L.
- LOST *Oxalis stricta* L.
- LPAQ *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn
- LPAU *Phalaris arundinacea* L.
- LPCO *Phragmites communis* Trin.
= *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex.
Steudel
- Mousse *Mousse* sp.
- QTSP *Typha* sp.
- TBCE *Bidens cernua* L.
- TBFR *Bidens frondosa* L.
- TEAU *Erigeron annuus* (L.) Pers.
- TERC *Erigeron canadensis* L.
- TICA *Impatiens capensis* Meerb.
- TLIN *Lobelia inflata* L.
- TPCA *Panicum capillare* L.
- TPHY *Polygonum hydropiper* L.
- TPSA *Polygonum sagittatum* L.
- UAAL *Agrostis alba* L.
- UARE *Agropyron repens* (L.) Beauv.
- UCAV *Cirsium arvense* (L.) Scop.
- UCLE *Chrysanthemum leucanthemum* L.
- UCNI *Centaurea nigra* L.

UCVL	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.
UGTE	<i>Galeopsis tetrahit</i> L.
UGUL	<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.
UHPR	<i>Hieracium pratense</i> Tausch
ULAU	<i>Leontodon autumnalis</i> L.
ULCO	<i>Lotus corniculatus</i> L.
ULSA	<i>Lythrum salicaria</i> L.
UMLU	<i>Medicago lupulina</i> L.
UMMO	<i>Matricaria matricaroides</i> (Less.) Porter
UPCO	<i>Poa compressa</i> L.
UPMA	<i>Plantago major</i> L.
UPPR	<i>Phleum pratense</i> L.
URAO	<i>Rumex acetosella</i> L.
URCR	<i>Rumex crispus</i> L.
USAR	<i>Sonchus arvensis</i> L.
USAS	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill
UTAG	<i>Trifolium agrarium</i> L.
UTFA	<i>Tussilago farfara</i> L.
UTHY	<i>Trifolium hybridum</i> L.
UTOF	<i>Taraxacum officinale</i> Weber
UTPR	<i>Trifolium pratense</i> L.
UTRE	<i>Trifolium repens</i> L.
UVCR	<i>Vicia cracca</i> L.
UVOC	<i>Veronica officinalis</i> L.
UVOF	<i>Valeriana officinalis</i> L.
UVTH	<i>Verbascum thapsus</i> L.
VSSP	<i>Sphagnum</i> sp.

1. Introduction

Le stade de germination et d'implantation des semis arborescents suite à une coupe à blanc, un abandon agricole, ou une mise à nu du sol représente une phase relativement peu étudiée du processus de succession. Pourtant il apparaît probable que l'orientation de l'évolution future des peuplements se détermine à ce stade précoce.

Egler (1954) proposa le concept de composition floristique initiale (IFC) comme alternative à la « théorie du relais », vision classique du processus de succession où les stades successifs (herbacé, arbustif) préparent le terrain aux stades suivants (Clements 1916). Dans la perspective d'Egler les espèces arborescentes appelées à dominer successivement la canopée doivent de préférence s'implanter au stade initial, car elles pourront difficilement le faire par la suite à cause de la compétition croissante du couvert. Ainsi, en l'absence de semis préétablis, non seulement d'espèces pionnières, mais également d'espèces climaciques, la succession ne pourrait s'accomplir dans des délais habituels, produisant un blocage successional. Après une coupe à blanc ou un abandon agricole, une certaine période d'établissement pour les semis arborescents s'ouvre, laquelle tendra à se refermer graduellement au cours de la succession.

Parmi les facteurs qui déterminent l'amplitude et la nature de l'invasion on retrouve principalement (a) la disponibilité des propagules, (b) les conditions abiotiques telles que les sols et leur drainage, et (c) l'ensemble des interactions biotiques, dont

principalement la compétition due à la nature du couvert végétal. L'importance relative de ces facteurs est une question fondamentale en écologie (Lonsdale 1999, Thompson *et al.* 2006), mais aussi en aménagement.

(a) disponibilité des propagules

La disponibilité des semences constitue un facteur d'une importance cruciale dans la dynamique de la végétation. La pression d'ensemencement semble être le facteur le plus important pour expliquer l'implantation des espèces végétales (Rouget et Richardson 2003). Brisson *et al.* (1997) mettent en évidence l'importance de l'effet de bordure sur la répartition des arbres dans un contexte de coupe à blanc, effet qu'ils attribuent principalement à un gradient de dispersion des semences, alors que Canham (1993) rapportait déjà un faible recrutement arborescent à une distance de la bordure excédant 15m. Plus récemment Gardescu *et al.* (2004) valident un modèle de dispersion des semences qui intègre la variation de l'abondance de la production, la dimension des arbres, ainsi que la distance des semenciers. Ce modèle explique une partie importante de la répartition spatiale et de l'abondance des semis. De plus, par une expérience d'enrichissement en semences, Gardescu *et al.* (2004) montrent que l'envahissement peut être augmenté. Ce qui implique que la saturation du milieu en semis d'arbres n'est pas atteinte, et que du moins dans certaines conditions, la disponibilité des semences d'arbre est le facteur limitant pour l'établissement des semis. Cependant, rien à ce jour ne permet d'évaluer la part relative de l'abondance des semences, ni de la composition des semenciers dans l'établissement des semis par rapport aux autres ensembles de

facteurs.

(b) conditions abiotiques

Les facteurs abiotiques expliquent la composition en espèces de l'invasion mais pas l'abondance générale des semis (Rouget et Richardson 2003), car les différentes espèces répondent de façon spécifique aux facteurs environnementaux. La plupart des variables bien connues (dépôt de surface, drainage, régime lumineux) renvoient aux préférences écologiques des espèces d'arbres matures, alors que peu d'information existe sur les préférences des espèces arborescentes à leur stade d'établissement. Malgré tout, des études ont mis en évidence des facteurs édaphiques pour expliquer l'absence de régénération arborescente, dont la faible disponibilité de l'azote, et des conditions xériques (Tilman 1987; Canham 1993 ; Hill *et al.* 1995). Par exemple, Mercier *et al.* (1999) rapportent une nette différence dans le recrutement arborescent entre milieux humides et mésiques. Ces mêmes auteurs attribuent aussi l'envahissement de communautés oligophiles sur tourbe à la tolérance particulière de l'érable rouge (*Acer rubrum*) à ce type de sol organique.

(c) interactions biotiques

Les interactions complexes entre semis et couvert végétal sont adéquatement décrites par une combinaison des trois modèles d'interactions biotiques proposés par Connell et Slatyer (1977), soit les modèles de facilitation, de tolérance, et d'inhibition. Le modèle de facilitation implique que la croissance est favorisée par la proximité

d'une plante-abri. Certaines études suggèrent que cette relation se développe dans des situations où l'eau est limitante, et où les contraintes liées à la compétition, notamment la diminution d'intensité lumineuse, comptent moins que l'économie d'eau procurée par l'ombre et le maintien d'un micro habitat plus humide (Holmgren *et al.* 1997 ; Callaway *et al.* 1997). Dans le modèle de tolérance, le semis doit supplanter par ses aptitudes compétitives le stade précédent. Dans ce cas le semis est *toléré* et non pas *facilité* par la communauté en place. Enfin dans le modèle d'inhibition, la communauté en place s'oppose à l'établissement des semis.

Ces modèles sont étroitement reliés à la théorie des successions énoncée précédemment. Alors que la théorie du relais renvoyait à un modèle généralisé de facilitation, l'IFC (*Initial floristic composition*) fait principalement appel au modèle de tolérance et au modèle d'inhibition. Il semble néanmoins que des phénomènes de facilitation de la germination et de l'établissement des semis existent dès la période initiale d'établissement. Par exemple, alors que les espèces pionnières, intolérantes à l'ombre, s'installent plus facilement sur sol mis à nu, les espèces plus tolérantes s'établiront de préférence en présence d'une certaine couverture herbacée, là où les espèces intolérantes arrivent difficilement à s'établir (De Stevens 1991; Gill et Marks 1991; Canham 1993; Hill *et al.* 1995; Kobe *et al.* 1995; de Blois *et al.* 1999; Pickett *et al.* 2001).

L'observation de communautés stables sur de longues périodes (Egler 1953, Pound

et Egler 1953; Niering et Egler 1955; White 1965) est à l'origine, non seulement de l'idée d'IFC, mais aussi de l'idée que certaines espèces possèdent la propriété de former des populations ou communautés stables et résistantes. Cette propriété serait indépendante de la place normalement occupée dans la séquence de développement de la végétation, de la forme (fougères, graminées...) et même de la nature arbustive ou herbacée des espèces impliquées (Egler 1954). Ce serait plutôt des caractéristiques qui appartiennent aux espèces, telles que la densité du système racinaire, une bonne capacité de reproduction végétative, la stabilité des populations ou des relations allélopathiques (Tilman 1982, Byrnes *et al.* 1993, de Blois *et al.* 2002) qui seraient à l'origine du phénomène. Ce serait donc avant tout la composition elle-même, et non des paramètres externes à la composition (type de milieu, biomasse), qui conférerait aux couverts leurs propriétés différentielles de facilitation ou de résistance.

Le potentiel à produire des blocages successionnels chez certaines communautés arbustives a été mis en évidence à maintes reprises (Egler 1953 ; Niering et Goodwind 1974 ; Hill *et al.* 1995; Mercier *et al.* 2001). Meilleur *et al.* 1994 va plus loin en démontrant par des vecteurs de succession la stabilité de populations arbustives constituées notamment de *Cornus stolonifera* et de *Zanthoxylum americanum*, montrant ainsi que l'absence de régénération arborescente au sein de ces arbustaies va de pair avec leur stabilité.

Le cas des communautés herbacées est plus équivoque et de nombreuses

contradictions persistent encore dans l'évaluation de la résistance. Pour Egler (1953), les principales espèces herbacées dans l'est de l'Amérique du Nord capables de produire des couverts denses et stables en milieu mésique sont les espèces de *Solidago* et quelques espèces de fougères (*Dennstaedtia punctilobula*, *Pteridium aquilinum*, *Thelypteris noveboracensis*). Suite à l'observation de communautés stables, Cain (1997) recommande l'essai sur le terrain de différentes espèces (old fields vegetation) dont des espèces de *Solidago* et d'*Aster*. Plusieurs espèces de graminées ont également montré des traits de résistance comme *Schizachyrium scoparium* et *Festuca rubra* (Grime 1979; Berkowitz et Canham 1993; Hill *et al.* 1995). Byrnes *et al.* 1993 trouvent un potentiel égal d'inhibition des semis arborescent entre *Danthonia spicata* (une graminée basse) et des couverts de *Dennstaedtia* et de *Solidago*. Pourtant Hill *et al.* (1995) ainsi que Berkowitz et Canham (1993) classent parmi les communautés les moins résistantes à long terme les *Dennstaedtia* et l'assemblage *Solidago-Rubus flagellaris*. On rapporte même un effet facilitateur de certaines communautés herbacées hautes (graminées et *Solidago*) sur la germination du frêne d'Amérique, de l'érable rouge, et du pin blanc (Gill et Marks 1991, De Stevens 1991a). Enfin, de Blois *et al.* (2002) ont effectué une revue exhaustive des espèces herbacées rapportées comme résistantes à l'envahissement par les arbres en Amérique du Nord, ainsi qu'une synthèse des études dans le domaine (de Blois *et al.* 1999).

Pratiquement toutes les études sur l'envahissement par les arbres des champs abandonnés ont été menées longtemps après le défrichement ou l'abandon agricole ce

qui ne permet pas de bien comprendre les toutes premières étapes de l'invasion par les arbres. Le but de la présente étude est de comprendre ces premières étapes d'envahissement par les arbres en milieu récemment ouvert par déboisement en saisissant l'opportunité de la construction d'une nouvelle emprise de grande dimension destinée au transport d'électricité. De façon plus spécifique, les objectifs sont :

1. Évaluer l'influence des semenciers de bordure sur le recrutement des semis arborescents.
2. Évaluer l'effet des principales variables abiotiques sur la germination et l'établissement des différentes espèces arborescentes.
3. Évaluer les effets d'inhibition ou de tolérance des différents couverts de végétation afin d'analyser leur rôle dans la dynamique d'envahissement autant dans leurs effets globaux que différentiels sur les principales espèces arborescentes. Cette approche vise aussi à valider les propriétés de blocage successional qu'on attribue à certaines espèces herbacées ou arbustives constituant ces couverts.
4. Expliquer la part respective de ces trois ensembles de facteurs au moyen de la partition de la variation. Cette démarche inclut l'interprétation écologique des différentes fractions (propres et communes), mais aussi l'interprétation dynamique de leur évolution sur trois ans, de façon à comprendre le mieux possible les *conditions*

initiales d'établissement des semis arborescents.

De façon plus générale, on peut émettre l'hypothèse que les trois ensembles de facteurs sont importants, mais qu'il est probable que leur importance relative change avec le temps pour laisser un rôle accru aux phénomènes d'inhibition.

Ce projet s'inscrit dans un vaste programme de recherche portant sur le suivi à long terme dans les emprise de transport électrique. Le programme dans son ensemble vise à accroître les connaissances sur la dynamique de la végétation dans ces emprises et sur les méthodes de maîtrise intégrée de la végétation. Il vise aussi à émettre des recommandations sur l'aménagement (tel que l'ensemencement adapté et sélectif) et l'entretien de ces corridors (méthodes de répression de la végétation arborescente incompatible avec les fonctions de l'emprise).

2. Matériel et méthodes

2.1. Territoire à l'étude

La région à l'étude est située dans le sud du Québec (Canada) où elle chevauche la Montérégie et les Cantons de l'Est. Elle traverse à l'ouest la limite de la Plaine du St-Laurent, délimitée dans la région de Roxton ($72^{\circ} 40' O$ $45^{\circ} 30' N$) par les contours de la Mer de Champlain, et franchit une section des contreforts des Appalaches jusqu'à la région de Melbourne. ($72^{\circ} 05' O$ $45^{\circ} 36' N$). La rivière Noire traverse la section ouest du territoire, tandis que le secteur situé à l'est est drainé par la rivière au Saumon, affluent de la rivière St-François. L'élévation varie de 102m dans le secteur Roxton Falls, jusqu'à 237m à proximité de Melbourne (figure 1).

Au point de vue géologique, le territoire à l'étude comprend deux portions distinctes. La portion ouest appartient à la plate-forme du Saint-Laurent, laquelle est constituée de calcaire schisteux et d'ardoise (Melbourne black slate) ou de grès de Sillery et shales rouges et verts, tous issus de la période Cambrienne (Commission géologique du Canada, Baer A.J.1971). Dans la région de Roxton, cette roche est recouverte d'un till d'épaisseur variable mais souvent mince, principalement constitué de gravier et de sable remaniés par la Mer de Champlain (10700 BP) jusqu'à une altitude de 190m (Prichonnet 1984). La portion est du territoire comprend le secteur des contreforts des Appalaches, lequel possède une structure en écailles imbriquées redressées qui se manifeste en surface par une succession rapide de formations

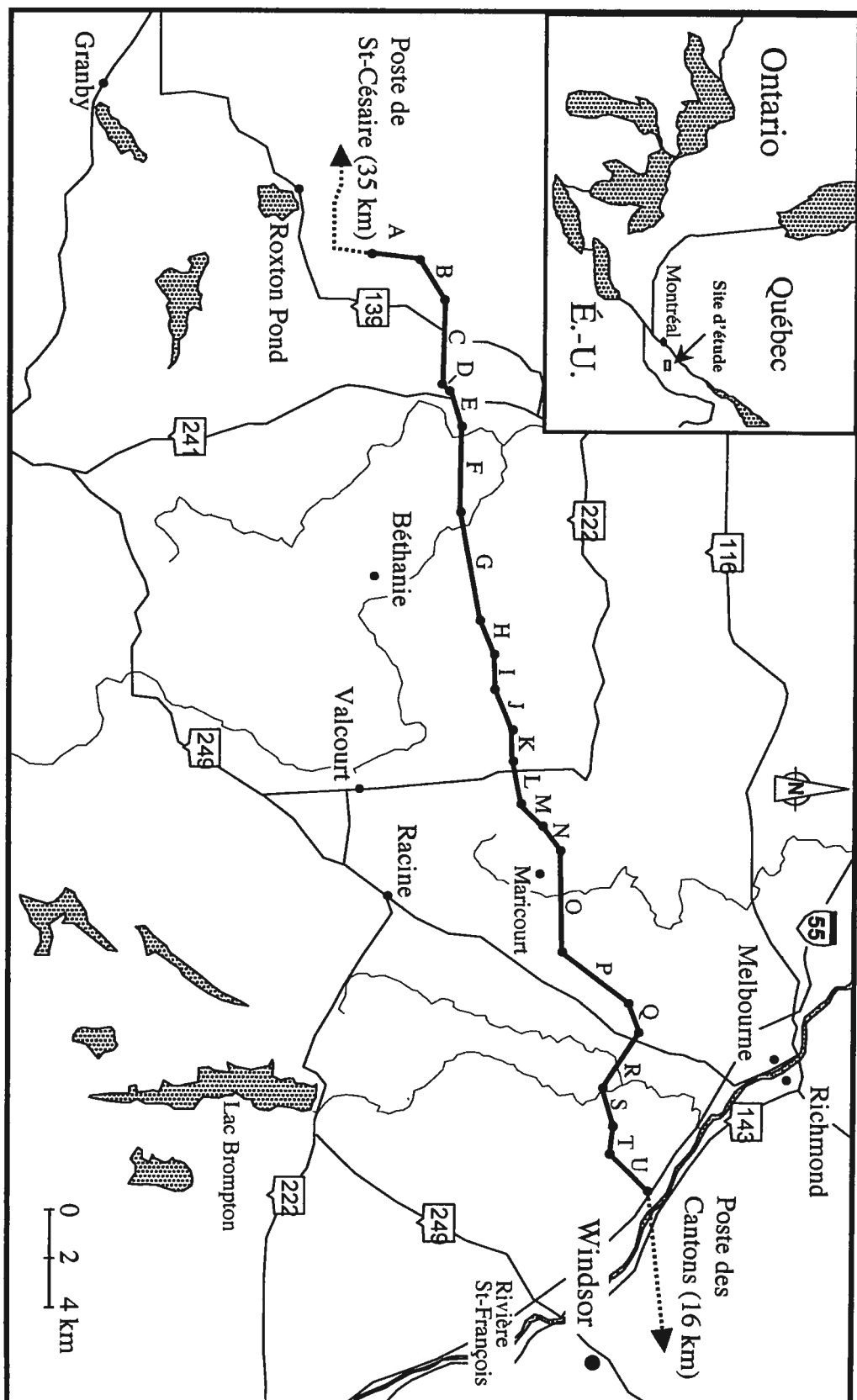


Figure 1. Portion de la ligne des Cantons - Saint-Césaire qui fait l'objet du suivi de l'évolution de la végétation. Cette zone à l'étude a été subdivisée en 21 sections identifiées par une lettre (A à U) afin de faciliter la caractérisation.

géologiques de nature et d'âge différents. Ce secteur traverse d'ouest en est les formations du shale noir de Stanbridge (Ordovicien), la quartzite de Gilman (inférieur), et enfin dans le secteur de Melbourne, l'ardoise et la quartzite de Gilman (supérieur), les schistes et le greywacke de Pinnacle (Hadryanien), et le greenstone de Tibbit Hill (Commission géologique du Canada, Baer A.J.1971). Les dépôts de surfaces sont divers mais les dépôts glaciaires constitués de till de fond, de trainées et de drumlins, de texture sableuse ou silteuse dominant (McDonald 1966, Prichonnet 1983). Ces dépôts perdent leurs carbonates, et deviennent discontinus, laissant apparaître de plus en plus la roche en place en allant vers l'est. On observe aussi de façon discontinue des dépôts fluvio-glaciaires, segments morainiques, kames et eskers accompagnant la phase de déglaciation (12 500 BP), et des dépôts de sédiments glaciolacustres de texture surtout graveleuse et sableuse en bordure d'anciens lacs glaciaires. Quelques dépôts organiques d'épaisseur variable et dépôts alluviaux très locaux parsèment aussi la région. (Gadd N.R. *et al.* 1971 ; McDonald 1966).

Le climat régional est de type continental humide, les moyennes annuelles de température varient de 5,3°C (Richmond, QC) à 5,9°C (Granby, QC), alors que le nombre de degrés-jours (au dessus de 5°C) va de 1860 à 2011. Les précipitations annuelles sont de l'ordre de 1100 mm (Environnement Canada, version électronique en ligne http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/index_f.html consultée le 17 février 2006.). Tout le territoire à l'étude est inclus dans le domaine de l'érablière à tilleul (Ministère des Ressources naturelles du Québec 2006; Gosselin *et*

al. 1999; Anseau *et al.* 1996). L'érablière à tilleul et à frêne d'Amérique occupe les sites bien drainés alors que l'érablière à bouleau jaune se retrouve fréquemment sur les sites à drainage modéré ou en pente. Les sites à drainage imparfait sont occupés par des sapinières à bouleau jaune, sapinières à épinette ou sapinière à thuya, alors que les cédrières occupent les stations les plus humides (Anseau *et al.* 1996). Les espèces pionnières occupent également une grande place notamment le bouleau gris dans la portion ouest de la zone, ainsi que le peuplier faux-tremble et le bouleau à papier dans la portion est. L'érable rouge est également fortement représenté dans toute la région (Lareau *et al.* 1999; Boivin *et al.* 2001).

La région est constituée d'une alternance de massifs forestiers (79% du territoire) et de terres cultivées et pâturages (17% du territoire) qui sont toutefois plus fréquents dans la portion ouest du territoire. Les forêts sont exploitées pour l'acériculture, ce qui est rendu possible par l'abondance de l'érable à sucre (l'érablière occupe 17% de la portion forestière du territoire, et l'érablière rouge 16%), et pour le bois de chauffage (Lareau *et al.* 1999).

Le corridor déboisé correspond à une portion de la nouvelle ligne de transmission électrique Hertel-Des-Cantons. La portion étudiée s'étend sur 48 km, elle traverse les municipalités de Roxton Pond, Roxton, Béthanie, Maricourt et Melbourne. Le corridor, large de 80 mètres, a été déboisé mécaniquement entre septembre 1998 et mars 1999. Certaines activités d'aménagement (ensemencements) se sont toutefois prolongées

jusqu'au printemps 2000. Ce corridor constitue un laboratoire unique pour étudier la germination et l'implantation des semis arborescents.

2.2. Échantillonnage

Au cours de l'été 2000, 58 stations ont été sélectionnées et implantées (Lareau *et al.* 1999 ; Boivin *et al.* 2001). Le choix des emplacements a été fait de façon à obtenir un échantillonnage représentatif des communautés arborescentes en bordure existantes. Pour ce faire, les peuplements de bordure ont été répertoriés et classés en quatre catégories (feuillus tolérants (17%), feuillus intolérants (28%), érablière rouge (16%), et conifères 19%). Les stations ont été choisies afin de refléter le plus possible l'abondance relative de ces catégories de communautés (Lareau *et al.* 1999. Les stations se présentent comme des transects de 80 m de long, perpendiculaires à l'emprise, et positionnés par deux bornes permanentes de part et autre. La moitié de celles-ci, soit 28, ont été aménagées, c'est-à-dire que les souches ont été enlevées et qu'un ensemencement de trèfles (*Trifolium pratense*, *T. repens*, *T. hybridum*) et de phléole des prés (*Phleum pratense*) a été effectué pour satisfaire aux normes de lutte contre l'érosion. L'autre moitié des stations, soit 28 au total, n'ont subi qu'une coupe à blanc, et 2 stations chevauchent les deux traitements.

Les données ont été recueillies sur trois ans (de 2001 à 2003) toujours en août et septembre.

2.2. 1. L'évaluation des recouvrements

Les recouvrements ont été évalués par la méthode de « line intercept » (Canfield 1941; Barbour *et al.* 1992) sur 8 segments de 5 mètres à espacement régulier en utilisant des indices semi-quantitatifs de recouvrement linéaire suivants: 1: moins de 1%; 2: de 1% à 5% ; 3: de 5% à 10%; 4: de 10% à 25%; 5: de 25% à 50%; 6: de 50% à 100%.

Le sol nu, la roche affleurante et l'eau de surface ont été évalués en terme de recouvrement comme les espèces végétales. Ces évaluations ainsi que la somme des recouvrements de toutes les espèces, qui est une mesure de densité du couvert, ont été reportées dans la matrice des variables environnementales.

Tous les noms scientifiques d'espèces sont nommés d'après la Flore Laurentienne de Marie-Victorin 3^{ième} édition (1995).

Afin de simplifier les calculs et pour éliminer des contributions peu significatives, les espèces d'occurrence inférieure à 6 ont été retranchées des analyses multivariables. Chacune des espèces est désignée par un code de quatre lettres; la liste des sigles donne la liste des espèces retenues dans les analyses.

2.2. 2. Semis arborescents

Les semis arborescents (à l'exclusion des rejets végétatifs) ont été dénombrés, identifiés à l'espèce (ou seulement au genre dans le cas des genres *Ulmus* et *Fraxinus* dont les espèces sont trop semblables au stade de semis). Le décompte a été effectué dans 16 parcelles circulaires d'un mètre de rayon, centrées sur le transect. Ces parcelles se superposent aux portions linéaires de 5m de l'échantillonnage des recouvrements (soit deux parcelles par segment). L'âge a été déterminé par examen de la ramification et des cicatrices des bourgeons, et la taille (en classes de hauteur) a également été mesurée.

2.2. 3. Composition de la bordure

Pour évaluer les semenciers en bordure, on a recensé les arbres dans deux rectangles de 50m de façade par 20m de profondeur, situés de part et d'autre du corridor. Chacune des espèces a été évaluée en terme de dominance relative. La mesure de dominance est établie en pondérant chaque arbre selon sa taille (en prenant en considération son diamètre à hauteur de poitrine comme indice de dominance), puis en sommant ces valeurs pondérées pour chaque espèce.

2.2. 4. Variables environnementales

Plusieurs variables environnementales ont été mesurées ou évaluées sur le terrain pour chacune des stations: la pente et son orientation, l'orientation du transect, la situation topographique (plat, replat, mi-pente, haut de pente, bas de pente), la pierrosité, le traitement (station aménagée ou coupe seulement), enfin le sol nu, la roche affleurante et l'eau en surface ont été évalués comme les recouvrements d'espèces.

D'autres variables ont été extraites de cartes écoforestières : la communauté arborescente dominante, le statut hydrique du sol (humide, hydrique-mésique, mésique, xérique) le dépôt de surface (glaciaire, marin, substratum rocheux) (Lareau *et al.* 1999). On ajoute à ces variables la densité du couvert évaluée par la somme des recouvrements de toutes les espèces.

Le codage des variables qualitatives telles les dépôts de surface, le statut hydrique et les variables de situation topographique, s'est fait avec des variables muettes binaires. Les variables semi-quantitatives telles la pierrosité, et le statut hydrique du sol ont simplement été codées de 1 à 4 (1 à 5 pour la pierrosité). De plus l'orientation du transect a été codée avec la fonction cosinus.

2.3. Méthodes

2.3. 1. ACP Analyse en composantes principales.

L'analyse en composante principale (ACP) (Hotelling 1933 ; Rao 1964) a été utilisée pour extraire les principaux axes de la variation. L'approche par des transformations d'espèces (Legendre et Gallagher, 2001) permet d'utiliser l'ACP sur des données d'espèces avec un éventail de mesures de ressemblances dont des indices asymétriques comme la distance de Hellinger. La transformation de Hellinger consiste en une transformation préalable des données brutes ($y' = \sqrt{y_{ij}/y_{i+}}$) (Legendre et Gallagher, 2001). Ces transformations des données permettent de produire des ordinations (ACP mais aussi ACR) qui conserveront la distance de Hellinger. Cet indice sera préféré à d'autres alternatives (Khi carré par exemple), parce qu'il offre un bon équilibre dans la contribution relative des espèces peu communes et abondantes (de façon similaire au coefficient de Bray-Curtis). La distance de Hellinger a aussi comme avantages supplémentaires de posséder un coefficient de variation plus faible dans des simulations de type OCCAS et de minimiser l'effet d'arche (Legendre et Gallagher 2001). Les résultats de l'ACP seront confrontés à la distribution du bâton brisé pour s'assurer que les premiers axes sont plus explicatifs qu'un modèle aléatoire (Frontier 1976, Legendre et Legendre 1998).

2.3. 2. Analyse canonique de redondance (ACR-RDA)

L'analyse canonique de redondance, (ACR) (Rao 1964) permet l'analyse simultanée de tout un tableau de variables dépendantes. Le scaling II (correlation biplot) a été utilisé pour permettre d'interpréter l'angle entre les variables Y, ou l'angle entre les descripteurs Y et les variables X qui sont proportionnels à leur covariance. L'ACR modifiée par la transformation de Hellinger a été utilisée pour analyser plusieurs ensembles de variables sur les semis arborescents constitués d'une vingtaine d'espèces. On obtient un R^2 qui correspond au potentiel explicatif de l'ensemble des variables explicatives sur l'ensemble des variables dépendantes. Cependant pour obtenir une estimation indépendante du nombre de variables explicatives il est préférable d'utiliser le R^2 ajusté (R^2_a) (Zar 1999) parce qu'il est une meilleure estimation du coefficient de détermination d'une population. L'usage du R^2_a s'impose particulièrement surtout si le but ultime est de comparer plusieurs ensembles qui possèdent des nombres différents de variables (Peres-Neto *et. al* sous presse):

$$R^2_a = 1 - (1 - R^2) (n - 1 / n - p - 1)$$

Où n est le nombre d'éléments, et p le nombre de variables explicatives.

L'ACR est testable par permutation. Dans chaque cas, un test global de signification de tous les axes canoniques permet de vérifier si le tableau X explique significativement le tableau Y et de connaître la portion de la variance expliquée. En plus du test global, les deux premiers axes ont été testés individuellement par

permutation quand on a voulu faire appel à la représentation. Le deuxième axe est testable en procédant à une ACR partielle dans laquelle le premier axe est placé en covariable.

2.4. Effet de la composition de la bordure sur les semis arborescents

Pour mesurer l'effet global de la composition de la bordure sur les semis arborescents, on a utilisé comme matrice Y la valeur brute de dénombrement des arborescents par espèce, et les valeurs de dominance relative dans la matrice X. Les deux matrices ont été transformées préalablement avec la transformation de Hellinger avant de procéder à une ACR de scaling 2 pour pouvoir évaluer la corrélation entre les valeurs de bordure et de semis.

Le test global de tous les axes a permis de déterminer si, de façon globale, les valeurs de bordure déterminent les semis présents dans le transect.

2.5. Effet des variables environnementales sur les semis arborescents

Il est possible de déterminer le pouvoir explicatif des variables environnementales sur l'ensemble des espèces arborescentes. La matrice des semis arborescents doit être soumise préalablement à la transformation de Hellinger et la matrice X à un centrage et réduction pour en faire disparaître les dimensions physiques.

La sélection des variables a été faite par sélection ascendante (forward selection) précédé d'un test de colinéarité pour éliminer d'emblée les variables inutiles. Le meilleur modèle a été retenu pour les données des trois années successives.

2.6. Formation des groupes de végétation

Afin de mesurer l'interaction de la composition du couvert sur les semis arborescents, on a voulu rassembler les portions similaires du couvert au sein de groupes de végétation. Étant donné que les stations sont en elles-mêmes très hétérogènes dans leur composition, et qu'une grande partie de la variation se trouve à l'échelle de la microtopographie, on a préféré utiliser le segment, c'est à dire chacune des 8 portions linéaires d'échantillonnage de 5m de chacun des transects, comme élément dans la formation de groupes de végétation. Les groupes ainsi formés permettent d'obtenir une représentation plus fidèle de la variabilité et une résolution plus fine. L'utilisation de l'algorithme K-means a permis d'obtenir des partitions de 10 groupes pour chacune des années d'échantillonnage. Comme l'algorithme K-means est basé sur la distance Euclidienne, la transformation de Hellinger (Legendre et Gallagher 2001) a été utilisée pour éliminer l'influence des double zéros dans la formation des groupes. Ces groupes sont purement fonctionnels et représentent un découpage dans un ensemble plutôt apparenté à un continuum. Une fois ces groupes obtenus, il est possible d'attribuer à chaque station huit valeurs qui correspondent au nombre de segments appartenant à chacun des groupes. Chaque groupe devient alors une variable

quantitative et discrète utilisable en ACR.

La partition a été effectuée séparément sur les trois années d'échantillonnage. Afin de mieux comparer les partitions des années successives, l'ensemble des groupes (3 années) ont été soumis au calcul de la similarité de Steinhaus (S_{17}) défini par $S_{17} = 2W/(A+B)$; A et B étant la somme des abondances de chaque groupe et W étant la somme des abondances minimum. Pour des fins d'analyse, les groupes possédant un $S_{17} > 0,6$ sont jugés similaires et placés sur une même ligne dans le tableau IV.

2.7. Effet de la composition du couvert sur les semis arborescents

On peut mesurer l'effet global de la composition de la bordure sur les semis des espèces arborescentes avec l'ACR en utilisant comme matrice Y le dénombrement des semis arborescents par espèce après transformation de Hellinger, et les groupes de végétation dans la matrice X qui représentent les types de couvert.

Un effet de la transformation de Hellinger est de faire disparaître l'effet de masse en donnant un poids égal à chaque espèce. Il est intéressant de réintroduire cet effet de masse pour disposer d'une perspective supplémentaire sur la résistance effective des couverts. Pour juger de l'effet du couvert sur les semis totaux, on effectue des corrélations entre semis et nombre de segments appartenant à un groupe donné et le nombre de semis qu'on y retrouve. Comme la procédure implique des tests par permutation multiple (on corrèle les semis successivement aux 10 groupes), une

correction s'impose. La correction de Hochberg a été utilisée de préférence à la correction de Bonferroni pour sa plus grande puissance. La correction de Hochberg est une simple modification de la procédure de Holm. Il s'agit de calculer pour chacune des probabilités un p corrigé (p') sur une série de probabilités décroissante.

$p_i' = (k-i+1) p_i$; où k est le nombre de groupe (Legendre et Legendre 1998). Seules les corrélations significatives après correction ont été retenues.

Pour quantifier d'une façon autre et totalement indépendante l'influence du couvert sur la masse des semis (toute espèce confondue) on a fait la somme des semis dénombrés dans chacune des parcelles circulaires placées sous l'influence de segment appartenant à chacun des groupes de végétation (deux parcelles par segment). Cela donne 10 groupes d'effectif inégaux qui peuvent être soumis au test non paramétrique de Kruskal-Wallis et au test a posteriori de comparaison multiple modifié par Noether tel que décrit dans Scherrer (1984).

2.8. Partition de la variation

La partition de la variation permet de mesurer les contributions respectives et communes de plusieurs facteurs ou ensembles de facteurs sur une variable (dans le cas multivariable un ensemble de variables). La partition de la variation fait appel à une série d'analyses canoniques partielles pour déterminer les fractions de la partition. La méthode est décrite en dans Borcard *et al.* (1992). Cependant il a été récemment

démontré que le R^2 ajusté est le meilleur estimateur pour comparer des ensembles comprenant des nombres inégaux de variables (P. Legendre, communication personnelle). Cette récente recommandation d'utilisation du R^2 nécessite toutefois un ajustement à la méthode parce que le R^2 n'est pas défini dans une analyse partielle. Par exemple, faute de pouvoir obtenir directement la fraction $a = A/B$, on peut en revanche obtenir $a = (A \cup B) - B = A/B$. Chacune des fractions de la partition peut être déduite à condition de disposer des R^2 pour tous les ensembles possibles formés d'une, deux ou trois matrices.

3. Résultats et discussion

En 2001 les semis totaux ont une densité moyenne de 3,09 semis/m². Cette densité s'accroît légèrement en 2002 pour s'établir à 3,24 semis/m², puis en 2003 à 3,45 semis/m². Les semis de l'année durant la même période fléchissent d'année en année passant de 1,56 en 2001 à 1,24 en 2002, puis à 1,02 en 2003. On distingue ainsi les semis de l'années des semis totaux pour dissocier deux aspects de la dynamique d'une part, l'implantation, qui permet de mesurer la résistance actuelle du couvert, d'autre part la persistance, qui permet d'intégrer les différents facteurs associés à la compétition croissante qui causent la mortalité des semis.

La dynamique diffère entre les stations aménagées et celles seulement soumises à la coupe. En ce qui concerne les semis totaux, les stations aménagées subissent une accumulation constante des semis passant de 2,02 en 2001, à 2,89 semis/m² en 2002, puis à 3,63 semis/m² en 2003; alors que les stations seulement soumises à la coupe connaissent l'évolution inverse passant de 4,3 en 2001, à 3,74, et 3,49 semis/m² en 2002 et 2003 respectivement. Pour ce qui est des semis de l'année, on observe une faible diminution de la densité dans les stations aménagées, passant de 1,57 en 2001 à 1,35 semis/m² en 2003; alors que les stations seulement soumises à la coupe voient la densité des nouveaux semis diminuer très significativement de 1,63 à 0,78 semis au m² pour la même période (Tableau I). Cette différence s'explique à la fois par une baisse de l'établissement et par une survie plus basse sur les sites non aménagés qui soutiennent

Tableau I. Densité de semis arborescents au m² recensés en 2001, 2002, et 2003 et composition en espèces.

	2001		2002		2003	
	semis de l'année	semis totaux	semis de l'année	semis totaux	semis de l'année	semis totaux
érable rouge	0,46	0,71	0,53	0,95	0,36	1,14
bouleau gris	0,48	0,97	0,35	1,10	0,26	1,00
érable à sucre	0,16	0,20	0,02	0,16	0,00	0,15
bouleau jaune	0,08	0,37	0,05	0,23	0,10	0,28
sapin baumier	0,03	0,07	0,06	0,12	0,08	0,23
peuplier faux-tremble	0,06	0,13	0,05	0,14	0,08	0,16
bouleau à papier	0,06	0,24	0,04	0,21	0,02	0,14
frênes	0,02	0,04	0,01	0,04	0,03	0,06
cerisier pennsylvanie	0,03	0,07	0,03	0,05	0,01	0,05
pruche du Canada	0,04	0,14	0,03	0,12	0,02	0,12
Thuja occidental	0	0,04	0	0,05	0	0,07
toutes espèces	1,56	3,09	1,24	3,24	1,02	3,45
stations aménagées	1,57	2,02	1,56	2,89	1,35	3,63
stations coupe seule	1,63	4,30	0,98	3,74	0,78	3,49

globalement une densité de végétation plus forte ainsi qu'une stratification plus complexe et croissante. On retrouve cependant une diversité de situations autant pour les stations aménagées que non aménagées avec de grandes différences dans l'établissement des semis arborescents. Ces différences sont liées à la diversité de composition des couverts qui se sont réalisés sur les deux types de stations.

Du point de vue de la composition des semis (Tableau I), l'espèce dominante est l'érable rouge (*Acer rubrum*) qui occupe une place croissante, passant de 0,71 semis/m² en 2001 à 1,14 semis/m² en 2003, soit 33% des effectifs totaux en 2003. Il est suivi de près par le bouleau gris (*Betula populifolia*) dont la densité est à peu près stable au cours des trois années, mais dont la part relative est décroissante, passant de 33% des effectifs en 2001 à 29% en 2003. Suivent dans l'ordre, le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) qui tend à la diminution (0,28 semis/m²), le sapin baumier (*Abies balsamea*), qui subit une forte augmentation en passant de 0,7 à 0,23 semis/m² entre 2001 et 2003, l'érable à sucre (*Acer saccharum*) qui diminue de 0,2 à 0,15 semis/m² au cours de la même période, et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) (0,13 à 0,16 semis/m²). La pruche (*Tsuga canadensis*) (0,14 à 0,12 semis/m²) et le thuya (*Thuja occidentalis*) (0,07 semis/m²) se maintiennent au cours de la période considérée, alors que les frênes (*Fraxinus americana* et *F. pennsylvanica*) connaissent une nette augmentation (0,04 à 0,06 semis/m²). Enfin le cerisier de Pennsylvanie (*Prunus pennsylvanica*) tend à diminuer légèrement avec de 0,07 à 0,05 semis/m². D'autres espèces telles le peuplier à grandes dents (*Populus grandidentata*), le peuplier deltoïde

(*Populus deltoides*) et le frêne noir (*Fraxinus nigra*) se retrouvent en densités marginales.

3.1. Influence de la composition des semenciers en bordure

Les résultats de l'analyse canonique de redondance employée avec les transformations d'espèces permettent d'évaluer l'influence locale de la composition des semenciers en bordure (figure 2). Cette influence est très élevée et stable d'année en année, les R^2 ajustés sont de 0,325, 0,331 pour 2001 et 2002 respectivement, et de 0,339 en 2003 (respectivement 0,550, 0,554, et 0,563 pour les R^2 ordinaires).

L'influence est particulièrement forte en 2003 pour l'érable à sucre (AASA), l'érable rouge (BARU), le sapin baumier (BABA), et le Thuya occidental (BTOC) (figure 2). La relation est moins forte pour les frênes (BFSP) et espèces à graines légères comme les bouleaux (bouleau à papier BBPA, bouleau jaune BBAL), et encore plus faible pour les espèces propagées par les oiseaux, comme les cerisiers (BPSE, BPSP).

Cette relation très forte permet de relativiser les autres facteurs. Il est probable que la répartition de certaines espèces tient moins à des préférences écologiques qu'à des phénomènes purement spatiaux et que beaucoup de communautés sans arbres sont maintenues d'avantage par la pauvreté des semenciers environnants (du moins de

certaines espèces spécifiques) que par leurs qualités intrinsèques de résistance. La mise en évidence de la forte influence de l'effet de lisière, mais aussi de l'effet prépondérant de la densité des semenciers ou de la distance de la bordure, dans un contexte de régénération sylvicole, montre l'importance de la distribution spatiale des semenciers dans la dynamique forestière (Brisson *et al.* 1997; Hooper *et al.* 2004; Hyytiäinen *et al.* 2006). D'autres dispositifs expérimentaux ont récemment faits la démonstration que la disponibilité des semences peut être un facteur limitant de la régénération (Gardescu *et al.* 2004). Le contexte d'un corridor linéaire se révèle donc une configuration favorable pour mettre en évidence cet effet à cause d'une présence récurrente et équidistante d'une bordure arborescente.

3.2. Variables environnementales

3.2. 1. Les gradients de perturbations et d'humidité

Un gradient de perturbation constitue le premier axe de l'ACP (figure 3) lequel explique 28,7% de la variation. Le principal élément de cette perturbation est la préparation de terrain sur les stations aménagées. On constate que les stations aménagées sont toutes localisées dans la partie droite de l'ordination. L'élément principal de cette perturbation est l'arrachage de la végétation par le hersage préparatoire à l'ensemencement, mais cette variable intègre aussi d'autres types de perturbation comme le nivellement local, où le tracé de chemins forestiers qui peuvent à l'occasion croiser les transects. Cette perturbation favorise l'établissement de la

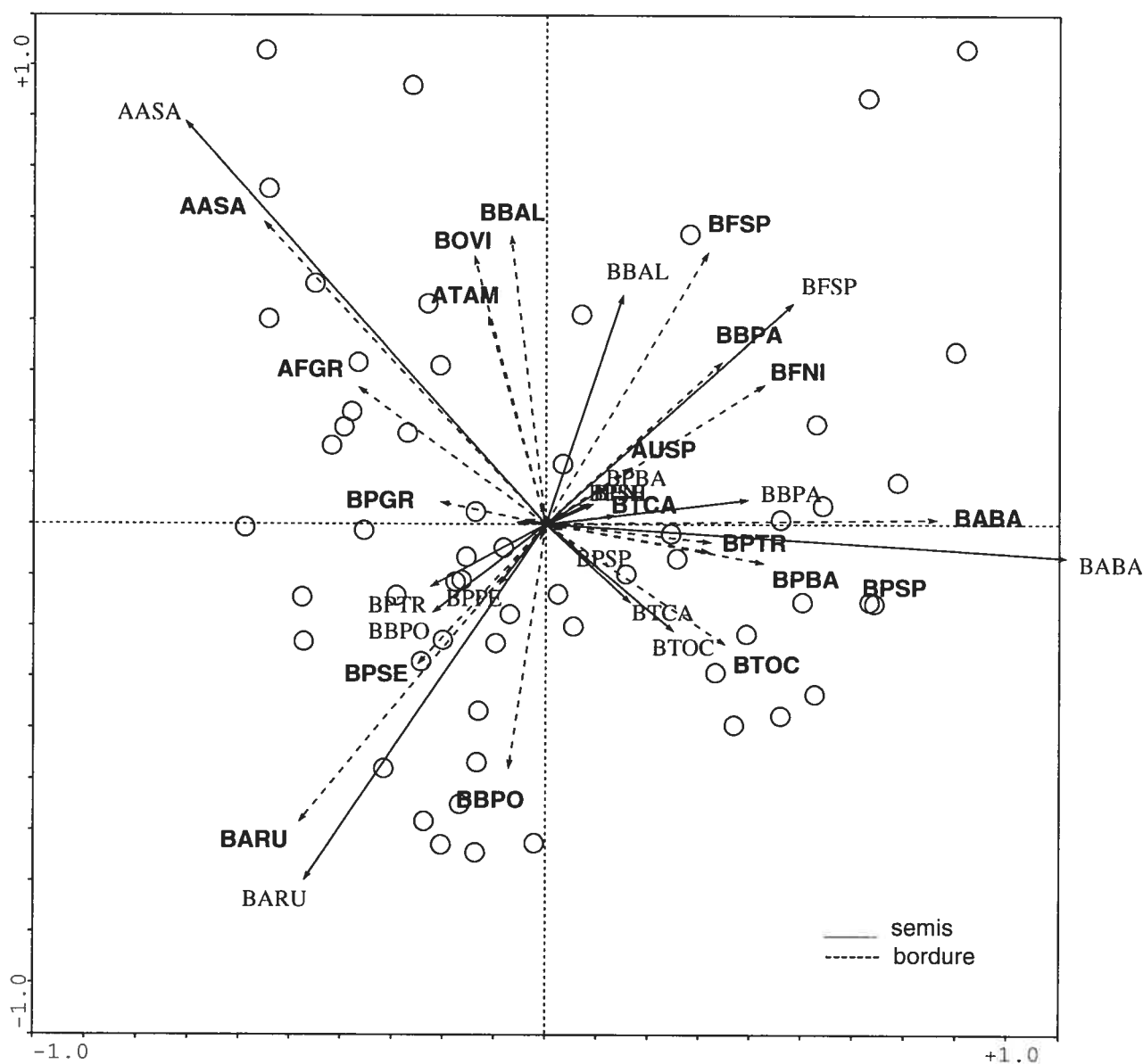
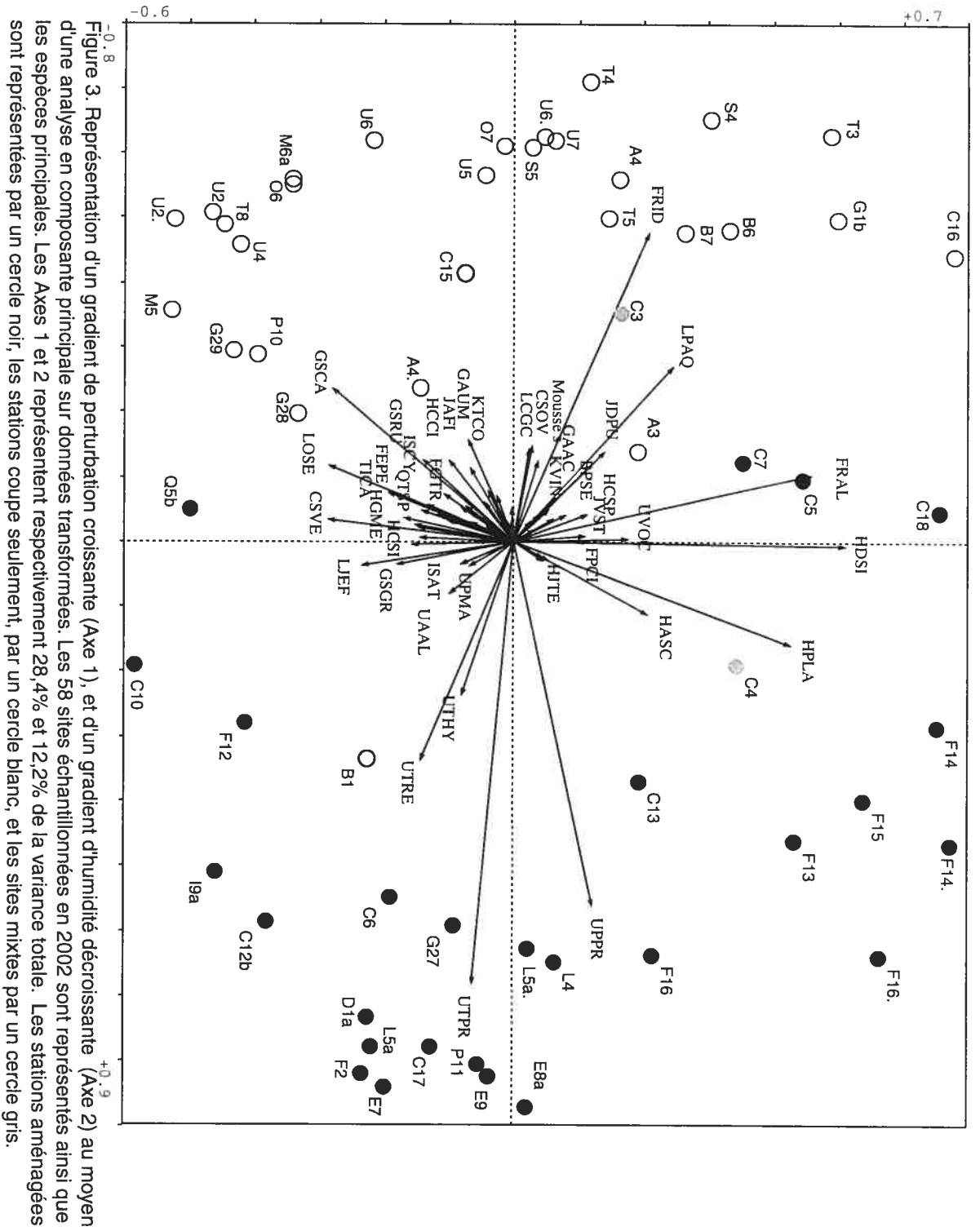


Figure 2. Influence de la composition des semenciers en bordure (pointillée) sur les espèces de semis arborescents (ligne pleine) en 2003. Les axes 1 et 2 de l'ACR sur données transformées expliquent respectivement 17,5% et 11,9% de la variation. Pour tous les axes le $R^2=0,563$, et le $R^2a=0,339$.

BABA: *Abies balsamea*
 AASA: *Acer saccharum*
 BFSP: *Fraxinus* spp
 BBPO: *Betula populifolia*
 BBAL: *Betula alleghaniensis*
 BARU: *Acer saccharum*
 BBPA: *Betula papyrifera*
 BPSE: *Prunus serotina*
 BPTR: *Populus tremuloides*
 BTCA: *Tsuga canadensis*



végétation ensemencée constituée de *Phleum pratense* (UPPR), de *Trifolium pratense* (UTPR), de *Trifolium repens* (UTRE) et de *Trifolium hybridum* (UTHY). À l'inverse les espèces sensibles à la perturbation, et s'insérant tardivement dans la séquence se retrouvent regroupées dans la portion gauche de l'ordination, telles que *Rubus idaeus* (FRID), *Pteridium aquilinum* (LPAQ), *Aster umbellatus* (GAUM) et *Solidago canadensis* (GSCA) (figure 3). On consultera la liste des sigles pour les codes des principales espèces.

Un gradient d'humidité a été mis en évidence, lequel correspond au second axe qui explique 12,2% de la variation (figure 3). On peut valider cette interprétation avec les espèces représentées sous forme de vecteur. Toutes les espèces xérophiles pointent vers le haut (*Danthonia spicata* (HDSI), *Rubus alleghanensis* (FRAL), *Panicum lanuginosus* (HPLA)), alors que les espèces d'affinité humide (*Typha sp.* (QTSP) *Scirpus cyperinus* (ISCY), *Carex sect. vesicariae* (CSVE), et *Onoclea sensibilis* (LOSE) pointent très nettement vers le bas.

Les valeurs des axes 1 et 2 de l'ACP sont grandement supérieures aux deux premiers axes du modèle du bâton brisé qui représentent 8% et 6,3% respectivement. La transposition de ces deux gradients en variables artificielles permet d'optimiser un modèle environnemental qui sera présenté plus loin.

3.2. 2. Influence du gradient d'humidité sur les semis d'arbres

Globalement la germination des semis est défavorisée par le gradient d'humidité croissante. Pourtant plusieurs espèces présentes dont la plus abondante, l'érable rouge, peuvent pousser en station humide. En réalité il s'agit probablement d'un effet indirect. Comme la densité (au sens de somme des recouvrement) de la végétation est croissante sur l'axe d'humidité ($R^2 = 0,133^{**}$), et que les espèces arborescentes les plus abondantes (bouleau gris, érable rouge) sont plutôt des espèces de lumière, elles s'implantent là où la compétition est moindre, même en sol plus sec. Les données confirment que la densité des semis arborescents est décroissante avec la densité du couvert ($R^2 = 0,132^{**}$). La préférence pour des stations mieux drainées (effet direct $R^2 = 0,102^*$) serait donc plutôt un évitement de la compétition.

3.2. 3. Influence des variables abiotiques sur les espèces arborescentes

Le tableau II et la figure 4 décrivent l'effet des variables de l'environnement sur les différentes espèces de semis arborescents qui réagissent de façon différentielle à ces facteurs. Globalement le modèle de l'ACR explique 18,9% de la variation ($R^2 = 0,276$; $R^2_a = 0,189$). Les chiffres sont semblables pour 2001 ($R^2 = 0,283$, et $R^2_a = 0,199$), et 2002 ($R^2 = 0,260$, et $R^2_a = 0,173$).

Tableau II. Potentiel explicatif des variables environnementales retenues (moyenne sur trois ans) dans le modèle final

variables	R ² moyen
altitude	0,09
pierrosité	0,06
gradient de perturbation	0,06
gradient d'humidité	0,05
sol nu ou densité de la végétation	0,04
topographie ou dépôt de surface	0,04

Tableau III. Données climatiques de trois stations locales représentative du climat régional.(source: Environnement Canada, 2006)

Station météo	altitude (m)	degrés-jours >5°C (somme annuelle)	température annuelle moyenne (°C)
Richmond, QC	123	1861	5,3
Granby, QC	175	2011	5,9
Sherbrooke, QC	241	1637	4,1

L'altitude est la variable la plus explicative du modèle. Avec l'altitude la présence des frênes (BFSP), des sapins baumiers (BABA), des bouleaux à papier (BBPA) et du bouleau jaune augmente alors que diminue notamment la présence du bouleau gris (BBPO). L'altitude n'est pas vraiment une variable écologique autonome, mais elle intègre des changements géologiques et géomorphologiques ainsi qu'un gradient climatique de faible amplitude (voir tableau III). Chacune de ces deux composantes peut justifier un gradient où le bouleau gris, espèce plus méridionale, est graduellement remplacée par le bouleau jaune et le bouleau à papier, et où s'accroît la présence du sapin baumier.

Globalement les espèces pionnières telles le bouleau gris (BBPO), le peuplier faux-tremble (BPTR), et l'érable rouge (BARU) sont croissants le long d'un gradient de perturbation. Rappelons que ce gradient de perturbation est le résultat cumulé de la coupe des arbres, de l'essouchage mécanique, et de variations dans la préparation de terrain avant l'ensemencement, non mesuré directement, mais tel qu'il est intégré par la végétation. Le bouleau gris et l'érable rouge (BARU) paraissent particulièrement favorisés par l'humidité décroissante. À inverse, le sapin baumier (BABA) et les frênes (BFSP) sont défavorisés par la perturbation initiale du terrain, mais favorisés par l'humidité croissante. Les frênes semblent particulièrement favorisés par la densité de la végétation alors que les bouleaux gris constituent l'espèce la plus défavorisée par celle-ci (figure 4).

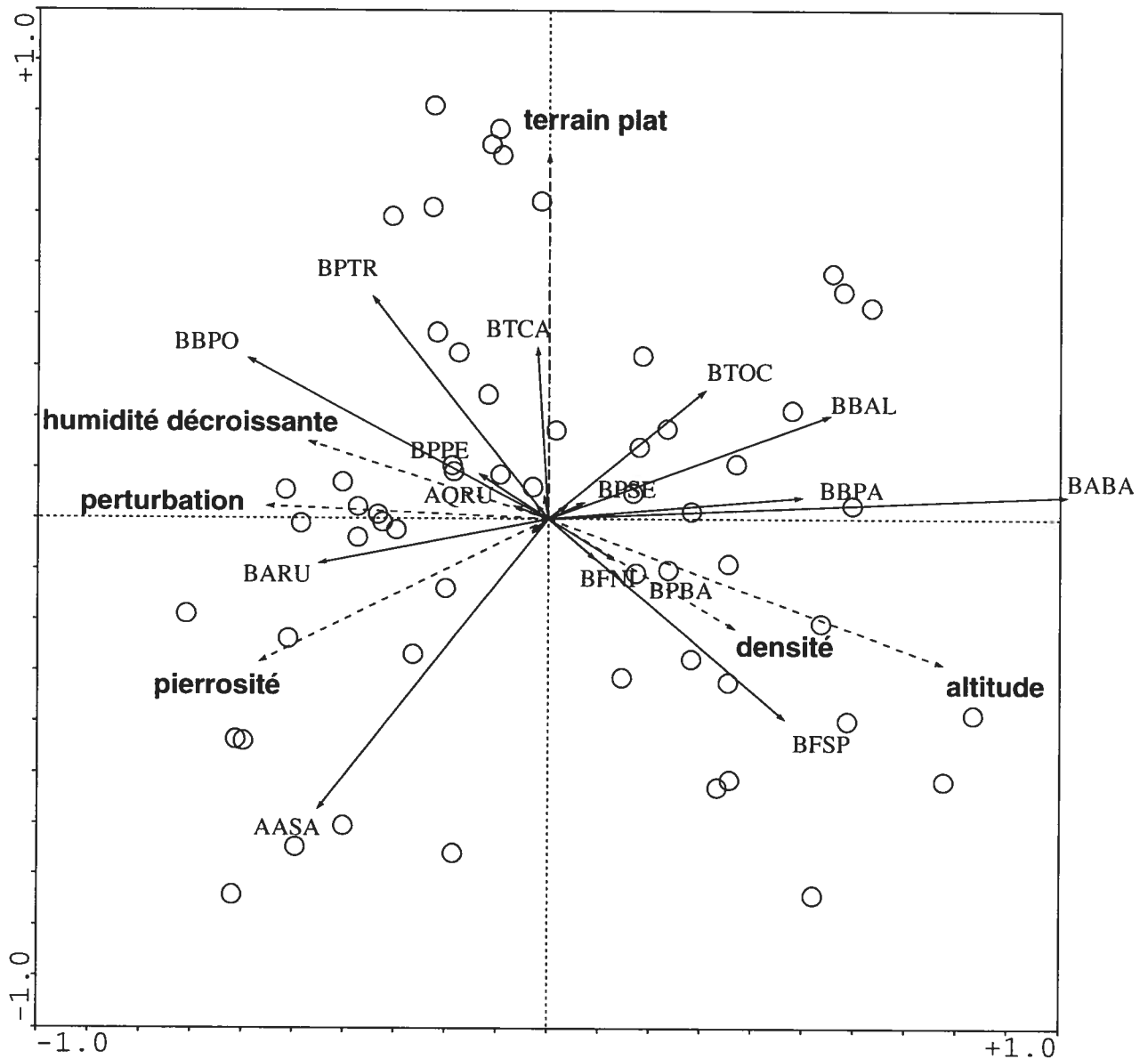


Figure 4. Effet des variables abiotiques (humidité, perturbation, pierrosité, densité du couvert, altitude, et terrain plat) sur les espèces de semis arborescents en 2003. Les axes 1 et 2 de l'ACR expliquent respectivement 14,7% et 5,3% de la variation. $R^2=0,276$, et $R^2a=0,189$.

BABA: *Abies balsamea*
 AASA: *Acer saccharum*
 BFSP: *Fraxinus* spp
 BBPO: *Betula populifolia*
 BBAL: *Betula alleghaniensis*
 BARU: *Acer saccharum*
 BBPA: *Betula papyrifera*
 BPSE: *Prunus serotina*
 BPTR: *Populus tremuloides*
 BTCA: *Tsuga canadensis*

L'affinité des espèces de début de succession telles que le bouleau gris (BPTR) et l'érable rouge (BARU), pour la perturbation est liée à l'effet de la compétition aérienne, ils s'implantent de préférence en sol nu immédiatement après une perturbation. Il en va de même de leur apparente affinité xérophile (figure 4). Le bouleau gris et l'érable rouge ne sont pas des espèces confinées aux seuls milieux xériques mais plutôt des espèces diphasiques qui évitent la forte compétition des milieux mésiques. Ces espèces vont s'implanter préférentiellement là où la végétation est clairsemée (figure 4). Par contre l'affinité hydrique des frênes (BFSP) et sapins baumiers (BABA) se lie à une certaine tolérance à l'ombre et de bonnes facultés de compétition. Par ailleurs le lien étroit entre les frênes et la densité de la végétation suggère un effet de facilitation du couvert à l'établissement et à la survie de ces espèces. Cette relation de facilitation se manifeste aussi chez le sapin baumier, et semble aussi perceptible chez le bouleau à papier et le bouleau jaune, mais dans une moindre mesure (figure 4).

La pierrosité est fortement associée à l'érable à sucre (AASA) et à l'érable rouge, mais elle défavorise nettement le thuya et le bouleau jaune (figure 4) qui préfèrent des sols à texture plus fine et des situations plus humides, de même que les terrains plus plats. La pierrosité caractérise probablement certains dépôts glaciaires bien drainés qui se prêtent particulièrement bien à l'implantation de l'érable à sucre (Ansseau *et al.* 1996). De plus il est possible que ces sols n'ayant jamais fait l'objet d'agriculture intensive, et dont certains supportaient des érablières avant la coupe, préservent toujours des semenciers d'érable à sucre.

Tableau IV. Composition des groupes de végétation (espèces principales et pourcentage de recouvrement). Les groupes situés sur une même ligne possèdent une similarité de composition (critère: similarité de Steinhaus > 0,6). Les regroupement 1 et 2 rassemblent des couverts issus de végétation ensemencée, alors que les regroupements 3, 4 et 5 rassemblent des couverts spontanés.

	2001	2002	2003
couverts issus de végétation ensemencée	1A-01 Trifolium pratense (46,0%) Trifolium repens (32,8%) Agrostis alba (8,5%) (58)	1A-02 Trifolium pratense (61,9%) Trifolium repens (24,3%) (43)	
	1B-01 Trifolium pratense (58,4%) Trifolium hybridum (16,3%) Trifolium repens (14,4%) (53)	1B-02 Phleum pratense (59,3%) Trifolium pratense (55,5%) Trifolium repens (17,4%) (70)	
			1C-03 Phleum pratense (61,6%) Trifolium pratense (12,3%) Trifolium repens (7,2%) (94)
	1D-01 Phleum pratense (25,8%) Trifolium pratense (12,9%) Agrostis alba (5,2%) (25)	1D-02 Panicum lanuginosus (46,0%) Phleum pratense (13,8%) Agrostis scabra (5,6%) (21)	
	1E-01 Panicum lanuginosus (32,7%) Danthonia spicata (24,3%) Agrostis scabra (8,1%) (34)		1E-03 Panicum lanuginosus (35,6%) Phleum pratense (18,9%) Veronica officinalis (13,8%) (22)
		1F-02 Danthonia spicata (43,3%) Panicum lanuginosus (15,6%) Agrostis scabra (8,5%) (27)	1F-03 Danthonia spicata (53,8%) Rubus idaeus (7,5%) Rubus alleghaniensis (6,5%) (35)
	2A-01 Agrostis scabra (32,9%) Carex sect. ovale (8,1%) Rubus idaeus (6,5%) (54)	2A-02 Agrostis scabra (36,9%) Trifolium repens (6,9%) (35)	
			2B-03 Solidago graminifolia (16,8%) Phleum pratense (11,9%) Tussilago farfara (11,8%) Solidago canadensis (10,4%) (43)
	3A-01 Rubus alleghaniensis (31,0%) Rubus idaeus (24,2%) Dennstaedia punctilobula (13,9) (30)	3A-02 Rubus alleghaniensis (39,4%) Rubus idaeus (28,0%) Dennstaedia punctilobula (13,9) (35)	3A-03 Rubus alleghaniensis (49,5%) Rubus idaeus (36,1%) Betula populifolia (13,0%) Dennstaedia punctilobula (7,5%) (32)
	4A-01 Typha spp. (13,6%) Impatiens capensis (12,3%) Polygonum sagittatum (10,1%)	4A-02 Juncus effusus (18,9%) Carex sect. vesicare (17,7%)	

3.3. Classification et résistance du couvert herbacé et arbustif

3.3. 1. Description des groupes

La partition en groupes de végétation a été effectuée séparément sur les données de trois années successives. Le tableau IV présente les groupes des trois années en représentant les groupes de composition similaires sur une même ligne (selon le critère $S_{17} > 0,6$). Dans les noms de groupe le premier chiffre représente des regroupements de groupes qui partagent les mêmes espèces dominantes (1: végétationensemencée; 2: *Agrostis scabra*; 3: *Rubus alleghanensis*; 4: espèces d'affinité humides; 5: *Rubus idaeus* et *Solidago canadensis*), la lettre qui suit distingue les différents éléments. Enfin, le chiffre après le tiret correspond à l'année d'échantillonnage.

Le tableau IV permet aussi de distinguer deux catégories de couverts: les groupes issus de végétationensemencée, qui sont issus de segments de stations aménagées, et les groupes issus de couverts spontanés, lesquels sont presque tous issus de stations déboisées non aménagées. La différence entre ces deux catégories se maintient toujours quatre ans après leur établissement et la différence entre traitements laisse une marque encore bien visible sur la composition du couvert.

Certains groupes représentés en 2001 et 2002 disparaissent en 2003 tels que les groupes 1A-01 et 2A-01 dominés respectivement par *Trifolium spp.* et *Agrostis scabra* (tableau IV) À l'inverse, des groupes dominés par des espèces telles que *Danthonia*

spicata (1F-02, 1F-03), *Scirpus cyperinus* (4B-03), *Solidago canadensis* (5B-02, 5C-03), *Pteridium aquilinum* (5D-02, 5D03) et *Solidago graminifolia* (2B-03) font leur apparition en 2002 ou 2003 ce qui témoigne d'une transition des espèces dominantes. On remarquera également dans plusieurs cas, que la prépondérance d'une ou deux espèces dominantes tend à s'accroître avec le temps, surtout en 2003 (*Danthonia spicata*, *Phleum pratense*, *Rubus idaeus*, *Solidago canadensis*, *Scirpus cyperinus*) (tableau IV).

3.3. 2. Influence du couvert. Semis arborescents par espèces

On peut déceler en 2003 l'effet des groupes de couvert sur les différentes espèces de semis arborescents (figure 5). Pour les trois années de données, les analyses sont hautement significatives, ce qui accrédite l'idée que la composition du couvert a une influence sur la phase d'établissement des semis arborescents après une coupe à blanc. En 2001 (figure non présentée), l'appartenance aux différents groupes des segments de transects explique 11,5% ($R^2 = 0,115$, $R^2 = 0,270$) de la distribution des semis. L'ordination révèle que les bouleaux gris (BBPO) s'installent de préférence dans le groupe 1E-01 constitué de graminées xérophiles, un groupe très ouvert avec beaucoup de sol à nu (36%). Les semis de frênes (BFSP: indistinctement Frênes de Pennsylvanie et Frênes d'Amérique) s'installent dans les couverts plus denses et stratifiés, constitués de drageons, de *Pteridium aquilinum*, de *Rubus idaeus* et *Carex* spp. Entre ces deux extrêmes, l'érable rouge (BARU) plus généraliste se retrouve à la fois sous des couverts plus ouverts (1E-01) ou plus denses (5B-01). Enfin, les semis d'érable à sucre

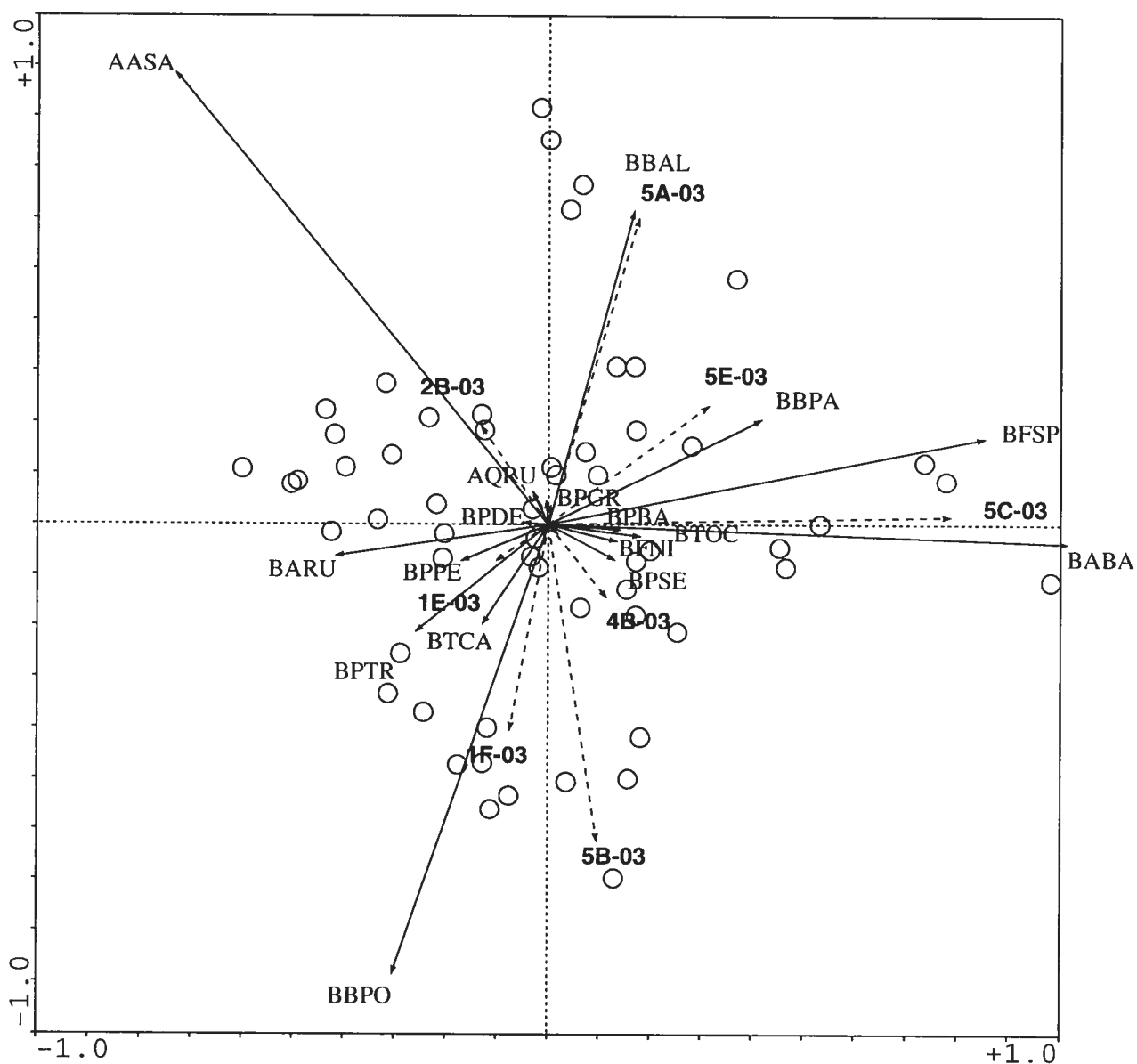


Figure 5. Effet du groupe de végétation sur la distribution des espèces de semis arborescents en 2003. Les axes de l'ACR 1 et 2 représentent respectivement 12,3 % et 8,8% de la variation. $R=0,355^{**}$ et $R_a=0,215$. Pour la composition des groupes on se référera au tableau IV.

BABA: *Abies balsamea*
 AASA: *Acer saccharum*
 BFSP: *Fraxinus* spp
 BBPO: *Betula populifolia*
 BBAL: *Betula alleghaniensis*
 BARU: *Acer saccharum*
 BBPA: *Betula papyrifera*
 BPSE: *Prunus serotina*
 BPTR: *Populus tremuloides*
 BTCA: *Tsuga canadensis*

s'installent préférentiellement sous un couvert plus léger et ouvert, constitué principalement d'*Agrostis scabra*. Enfin les groupes 1A-01 et 1B-01, constitués de trèfles assez denses, ne sont préférés par aucune espèce de semis. Cogliastro *et al.* 1990, avaient déjà observé qu'un couvert constitué de trèfles et de lotier (*Lotus corniculatus*) limitait la survie de plusieurs espèces de feuillus.

En 2002, les groupes de végétation n'expliquent plus globalement que 9,4% ($R^2 = 0,094$, $R^2 = 0,253$), cependant les deux premiers axes n'étant pas significatifs, il n'est pas possible d'en faire une analyse graphique détaillée. Il semble que la spécificité du couvert soit en baisse ce qui peut être dû aux nombreuses transitions dans les espèces dominantes.

En 2003, globalement l'appartenance aux différents groupes des segments de transects explique 21,5% ($R^2 = 0,215$, $R^2 = 0,355$) de la répartition des semis par espèce, ce qui traduit une remontée rapide de la spécificité des espèces par rapport au couvert. La figure 5 montre la capacité des frênes (BFSP) et sapins baumier (BABA) à s'établir dans des couverts denses et globalement résistants comme 5C-03 (*Solidago canadensis*). De même le bouleau jaune s'établit de préférence sous un couvert de *Rubus idaeus* (5A-03) assez dense. Par contre, le bouleau gris (BBPO) est limité à des couverts ouverts, constitués de graminées xérophiles (*Danthonia spicata*). L'érable rouge (BARU) encore ici semble occuper une place intermédiaire et colonise des couverts secs et assez ouverts de *Rubus alleghanensis* (3A-03) mais s'adapte aussi aux

couverts plus mésiques et denses de *Phleum pratense* (1C-03). De même l'érable à sucre (AASA) s'installe sur au couvert dominé par *Phleum pratense* (1C-03), ou *Rubus idaeus* (5A-03) mais ses semis sont plus abondants sous un couvert mixte de *Solidago graminifolia* et de graminées (2B-03) issu de végétation ensemencée. On remarquera que le groupe 4B-03 d'affinité humide (*Scirpus-Carex*) n'est préféré par aucune espèce.

Cette structure complexe reflète des différences adaptatives liées au statut successional. La mortalité juvénile a de profonds effets sur la dynamique de la communauté et la tolérance à la suppression de la croissance est une caractéristique importante du statut successional (Kobe *et al.* 1995). Cette restriction explique le cantonnement des espèces pionnières comme le bouleau gris aux communautés les plus ouvertes ou clairsemées, laissant une bonne proportion de sol nu. Mais la tolérance à l'ombre n'est qu'un aspect des interactions entre couvert et semis, et les espèces plus compétitives bénéficient aussi d'un micro-environnement plus humide et tempéré très favorable là où l'eau est à un moment ou un autre limitante (DeStevens 1991; Holmgren *et al.* 1997). Ainsi, une adaptation des frênes, des sapins baumiers et des bouleaux jaunes, leur permet de coloniser des couverts plus denses. Il est cependant remarquable que l'érable à sucre soit absent de cette catégorie. On peut émettre l'hypothèse que la faible affinité hydrique de l'érable à sucre est peu compatible avec les situations de facilitations présentes. Une autre hypothèse serait que cette espèce est destinée à entrer plus tard dans la séquence, dans des situations d'ambiance forestières qui limitent d'avantage la compétition par la strate herbacée, ce qui impliquerait que l'érable à sucre

illustre mal le concept d'IFC.

Selon le concept d'IFC, les semis doivent s'implanter à l'étape initiale (Egler 1953, Egler 1954), mais cette étape initiale dure en réalité un certain temps (entre la perturbation et la saturation du milieu) ce qui implique le développement d'interactions avec le couvert allant selon les espèces de la résistance totale à très faible, jusqu'à la facilitation dans certains cas spécifiques. Dans la mesure où le modèle d'Egler est valide, l'interaction précoce du couvert avec les semis doit déjà avoir un impact important sur la composition future en filtrant et modulant l'implantation des semis. Dans la présente étude, il apparaît que le développement du couvert herbacé doit avoir un impact important sur la vitesse de développement et la composition future dans la mesure où l'envahissement ligneux se fait par semis.

3.3. 3. Effet des groupes de végétation sur la somme des semis

L'abondance des semis totaux et de l'année de toutes espèces recensées sous divers couverts est présentée sur la figure 6. Comme tous les tests globaux d'égalité entre les groupes (Kruskal-Wallis) sont hautement significatifs pour les trois années, il semble bien que la composition en espèce du couvert ait un impact significatif sur le recrutement et l'établissement des semis. Ces résultats nous permettent de confronter nos résultats à de nombreux autres concernant les espèces identifiées comme résistantes à l'établissement des arbres tout en gardant à l'esprit qu'il s'agit de communautés avec

une ou plusieurs espèces dominantes et non de populations pures.

La densité de semis arborescents est corrélée chaque année avec certains groupes de végétation, ces corrélations sont présentées au tableau V (seules sont retenues les corrélations significative avant l'application de la correction de Hochberg pour tests multiples). En 2001 on constate une corrélation négative pour les groupes 1B-01 (-0,23) et 1A-01 (-0,31**) dominés par *Trifolium* spp. (figure 6a). Le groupe 1A-01 abrite aussi significativement moins de semis (0,6 semis/m²) que la plupart des autres groupes (figure 6a). Le groupe 1B-01, dominé par *Trifolium* spp, et 1D-01 dominé par *Phleum pratense* possèdent aussi significativement moins de semis (1,1 et 2,1 semis/m²) que plusieurs groupes constitués de végétation spontanée (figure 6a). À l'inverse les groupes 5A-01 et 5B-01 co-dominés par *Rubus idaeus* possèdent une forte densité de semis (figure 6a); le groupe 5A-01 possède en plus une forte corrélation positive avec les semis arborescents (0,41**) (Tableau V). De façon générale en 2001, les couverts issus de stations aménagées sont plus résistants que ceux issus des stations soumises à la coupe seulement, probablement à cause d'une couverture végétale plus continue parce qu'alimentée par l'ensemencement (*Trifolium* spp. notamment).

En 2002 (figure 5b), les groupes de végétation issus de végétation ensemencée ne portent plus de corrélation significative. Cependant les groupes 1B-02 et 1A-02, dominés respectivement par *Phleum pratense* et *Trifolium pratense* restent relativement résistants avec une moyenne de 2 semis/m². Le groupe 4A-02 constitué d'espèces

Tableau V. Relations entre densité de semis arborescents des transects et portion du transect occupée par un groupe de végétation donné obtenue au moyen de corrélations par permutation, et correction de Hochberg pour tests multiples. Seules les corrélations significatives sont présentées.

groupe	espèce dominante	type/ année	r	P (par permutation)	P Hochberg
1A-01	<i>Trifolium pratense</i>	totaux 2001	-0,31	0,001***	0,002**
5A-01	<i>Rubus idaeus</i>	totaux 2001	0,41	0,007**	0,007**
5D-01	<i>Populus tremuloides</i>	totaux 2001	0,28	0,043*	0,129
1B-01	<i>Trifolium pratense</i>	totaux 2001	-0,23	0,018*	0,072
1A-01	<i>Trifolium pratense</i>	lan 2001	-0,22	0,040*	0,080
1D-01	<i>Phleum pratense</i>	lan 2001	0,31	0,023*	0,023*
4A-02	<i>Juncus effusus</i>	totaux 2002	-0,29	0,007**	0,014*
5A-02	<i>Rubus idaeus</i>	totaux 2002	0,33	0,013*	0,039*
5D-02	<i>Pteridium aquilinum</i>	totaux 2002	0,36	0,005**	0,005**
1A-02	<i>Trifolium pratense</i>	lan 2002	0,27	0,034*	0,102
4A-02	<i>Juncus effusus</i>	lan 2002	-0,25	0,022*	0,044*
1D-02	<i>Panicum lanuginosus</i>	lan 2002	0,49	0,001***	0,001*
5B-02	<i>Solidago canadensis</i>	lan 2002	-0,23	0,036*	0,144
5C-03	<i>Solidago canadensis</i>	totaux 2003	-0,22	0,032*	0,032*
5B-03	<i>Rubus idaeus</i>	totaux 2003	0,22	0,069	0,138
1C-03	<i>Phleum pratense</i>	lan 2003	0,30	0,017*	0,034*
5C-03	<i>Solidago canadensis</i>	lan 2003	-0,25	0,002**	0,002**

figure 6. Densité des semis arborescents totaux et de l'année pour chacun des groupes de végétation a) en 2001, b) 2002, et c) 2003. Les colonnes sous une même barre horizontale ne sont pas significativement différentes entre elles. On se référera au Tableau IV pour les codes des groupes.

figure 6 a)

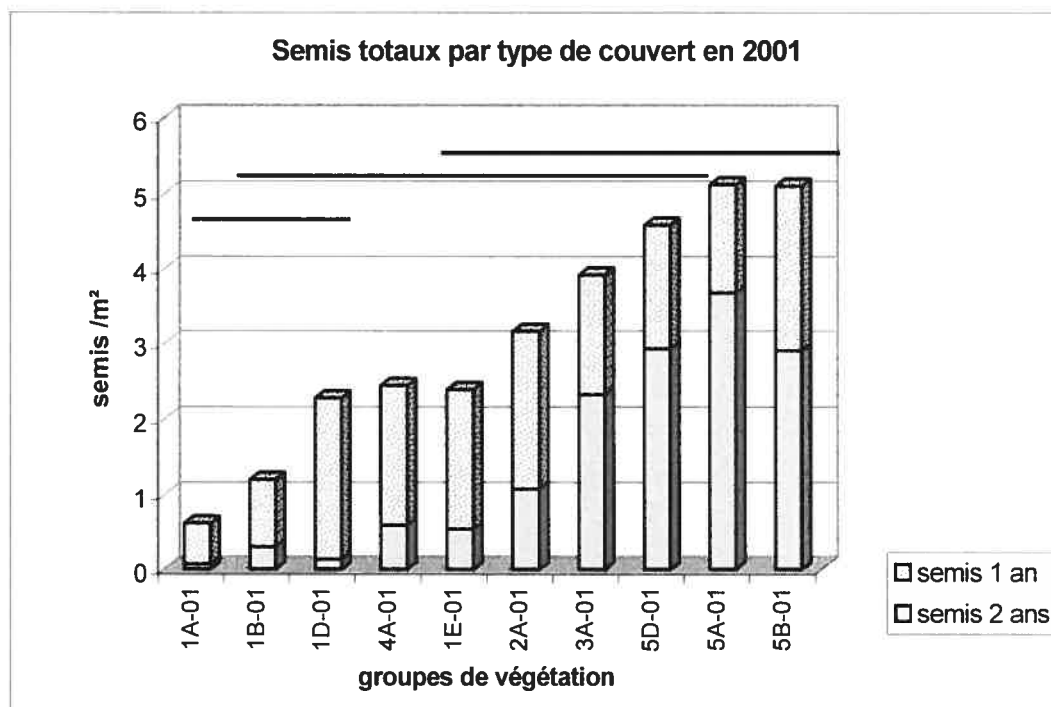


figure 6 b)

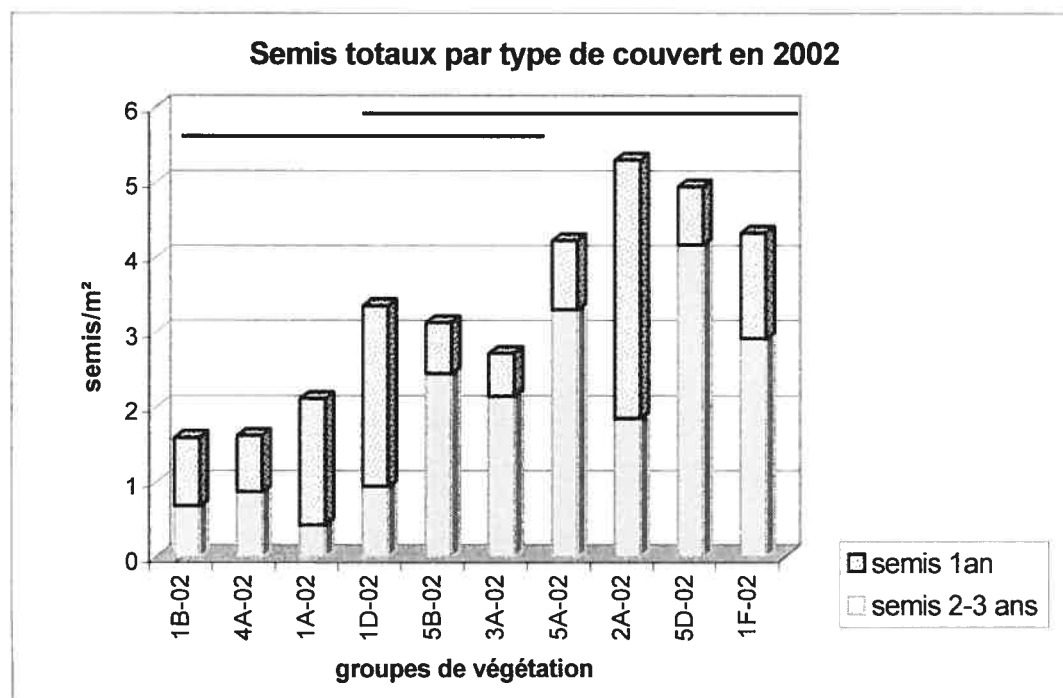
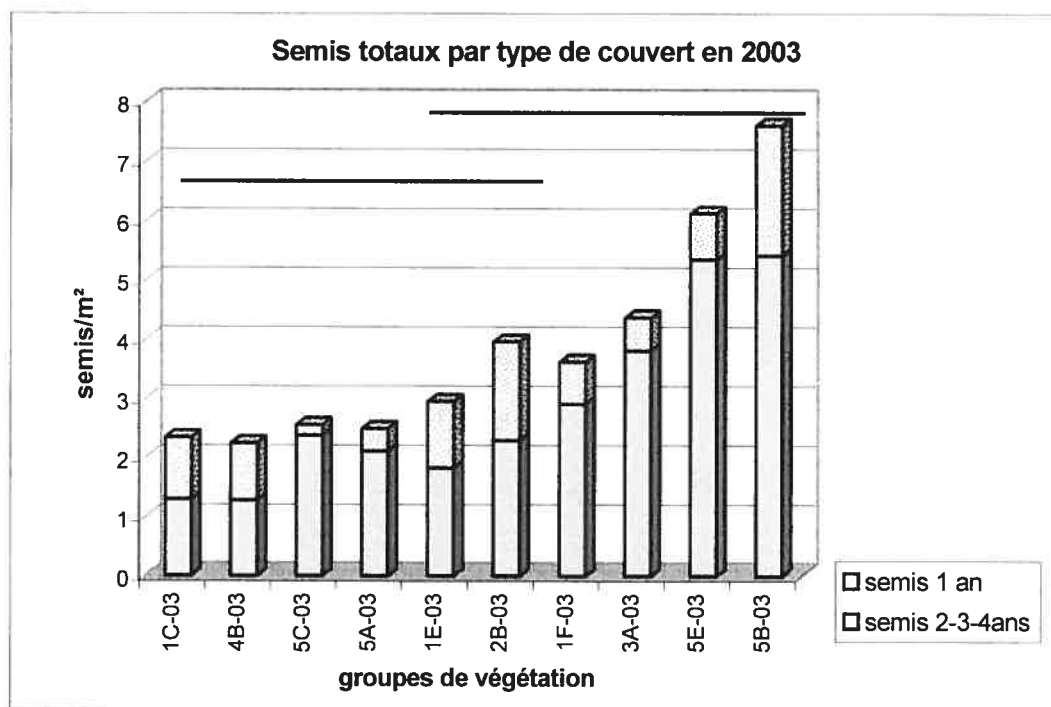


figure 6 c)



d'affinité humide (*Juncus-Carex*) est le premier groupe issu de végétation non aménagée à montrer de la résistance (corrélation de $-0,29^{**}$ significative avec les semis). Par contre plusieurs groupes issus de stations aménagées mais constituées de végétation spontanée (2A-02, 1F-02) connaissent un envahissement significativement plus élevé. C'est le cas aussi des communautés co-dominées par *Rubus idaeus* (5A-02) et *Pteridium aquilinum* (5D-02) qui présentent toutes deux des corrélations positives avec les semis d'arbres (tableau V).

En 2003 (figure 6c), on assiste à un renversement de situation et ce sont majoritairement des groupes constitués de végétation spontanée qui abritent le moins de semis: un groupe d'affinité humide *Scirpus-Carex* (4B-03) comme en 2002, un groupe constitué presque uniquement de *Rubus idaeus* (5A-03), et un groupe dominé par *Solidago canadensis* qui montre en plus une corrélation significative de $-0,22$ avec les semis totaux (tableau V). Parmi les groupes issus de végétationensemencée, seul 1C-03 (*Phleum pratense*) reste résistant. Les plus envahis sont 1F-03, 3A-03, 5D-03 et surtout, le groupe le plus envahi, 5B-03 (*Rubus idaeus* et drageons de peupliers) qui présente une corrélation positive avec les semis de $0,22$.

La végétationensemencée, qui paraît relativement résistante en 2001 perd graduellement du terrain en 2002, pour être supplantée en 2003 par des groupes dominés par des espèces spontanées et issus de stations non aménagées. Le phénomène de transition dans les espèces dominantes qui mène à la création de groupes où

dominant des espèces telle que *Solidago canadensis* (5B-02) et *Scirpus cyperinus* (4B-03), est suivi par un accroissement de dominance de l'espèce principale comme *Rubus idaeus* (5A-03) et *Solidago canadensis* (5C-03). On assisterait donc à un processus successional qui mène à l'établissement, puis à la dominance d'espèces structurantes capables d'exercer de nouveaux effets sur l'envahissement.

Les semis de l'année courante indiquent la tendance récente de la dynamique en ce qui concerne l'établissement de semis. En 2001 (figure 6a), on observe peu de différence entre les groupes si on compare uniquement les semis de l'année, probablement parce qu'il y a encore peu de compétition. Cependant les groupes de végétationensemencée (1A-01 et 1B-01) se distinguent par un nombre de semis de l'année significativement plus faible (figure 6a).

Par contre en 2002 (figure 5b), les grandes densités de semis de l'année des groupes 1A-02 (*Trifolium spp*) et 2A-02 (*Agrostis scabra*) annonce le déclin de la résistance des trèfles, et coïncide avec le déclin de ces groupes qui disparaîtront en 2003. Le groupe 1D-02 (*Panicum lanuginosus*) présente aussi une corrélation positive significative avec les semis de l'année. À l'inverse, les groupes 4A-02 (*Juncus-Carex*) et 5B-02 (*Solidago canadensis*) présentent des corrélations négatives avec les semis de l'année, ce qui marque le début d'une résistance.

En 2003, le groupe 5C-03 (*Solidago canadensis*) semble se classer tout à fait à part

avec une densité de 0,21 nouveaux semis au m² en 2003 ce qui est de loin le plus bas taux observé. On remarquera que la résistance s'accroît (diminution marquée des semis de l'année de 5C-03 par rapport à 5B-02) alors que la densité de *Solidago canadensis* augmente (45,7% contre 30,7%), ce qui tend à confirmer un rôle direct de *Solidago canadensis* dans le phénomène de résistance. La même remarque s'applique au groupe 5A-03 dont la résistance accrue aux semis de l'année par rapport au groupe de l'année précédente (5A-02) est accompagnée par un recouvrement croissant en *Rubus idaeus* (de 51% à 64,9%). La résistance aux semis de l'année manifestée par ces groupes laisse prévoir une structuration et une stabilité accrues à l'avenir. Par contre le groupe 1C-03 (*Phleum pratense*), résistant à l'égard des semis totaux, est positivement corrélé aux semis de l'année, ce qui semble annoncer la fin de la résistance et peut être un signe de déclin.

3.3. 4. Résistance des espèces dominantes

(a) Communautés dominées par *Solidago canadensis* (5B, 5C)

Les communautés dominées par *Solidago canadensis* semblent quatre ans après la coupe, former le couvert devenu le plus résistant aux semis (figure 6c). L'espèce est généraliste, bien que la portion du terrain à l'étude qu'elle recouvre après quatre ans n'excède pas 11,6%. L'observation de communautés stables de *Solidago* spp. a été faite sur diverses espèces du genre (Niering 1987; White 1965; Bramble et Byrnes 1976) mais l'évaluation de *Solidago canadensis* reste négligée dans la littérature spécialisée.

Cependant Werner *et al.* (1980) rapportent des populations stables dont l'âge est évalué au moins à 25 ans au Michigan et en Iowa. On observe fréquemment des colonies apparemment stables dans le sud du Québec, et des aménagistes s'intéressent à cette espèce comme bloqueur successional potentiel (Cain 1997; Urgel Delisle et associés 1996, DeBlois 1999). Byrnes *et al.* (1993) rapportent une inhibition des semis d'érable rouge dans des colonies pures de *Solidago rugosa* et *S. graminifolia* en attribuant cette résistance au dense réseau de racines et rhizomes en surface plutôt qu'à un quelconque effet allélopathique. White (1954) attribue aux *Solidago* spp un fort potentiel compétitif attribuable à la faculté de pénétrer les denses réseaux racinaires des graminées.

(b) *Rubus idaeus* (5A, 5B)

Les groupes de végétation dominés ou co-dominés par cette espèce sont divers. Le groupe 5A-03 constitué d'une forte dominance de *Rubus* s'avère résistant aux semis en 2003 (figure 6c), cependant des groupes équivalents en 2001 et 2002 ne l'étaient pas à cause d'un envahissement précoce important (dès 2000). Depuis 2001 l'envahissement de ces groupes par de nouveaux semis au mètre carré diminue régulièrement (1,5 en 2001; 1,1 en 2002, 0,5 en 2003). On observe également une mortalité régulière qui réduit la densité des semis existant (de 5,1 à 3,2, puis à 1,9). *R. idaeus* est rapporté stable et résistant aux semis par Meilleur *et al.* (1994). Il est probable qu'un faible recouvrement de *Rubus* favorise l'implantation des semis mais que la dynamique s'inverse au fur et à mesure que sa densité croît.

Plusieurs des groupes les plus envahis ont pour co-dominants *R. idaeus* et des rejets arborescents (5A-02, 5B-03, 5D-01, 5D-02, 5E-03), mais seuls 5A-02, 5A-03 et 5B-03 ont réellement *R. idaeus* comme dominant. La compétition de ces rejets (5B-03) semble avoir un effet négatif sur la résistance du couvert. Les drageons ont un effet inhibiteur sur la densité du recouvrement de *Rubus* ce qui semble contribuer à la perte de résistance. Certaines études ont déjà montré une certaine facilitation de la survie des semis en périphérie des arbustaies, ou dans des communautés mixtes composés d'arbustes dispersés dans une matrice herbacée. Niering et Goodwind (1974) sont d'avis que le phénomène provient d'une perte de vigueur physiologique du couvert herbacé suite à l'envahissement par les arbustes. Dans le contexte de plantation de feuillus, une réduction semblable du couvert herbacé en présence d'arbustes a également été rapporté par Cogliastro *et al.* 2006. Un phénomène analogue est également rapporté par Xingdong et Wilson (1998), soit une tolérance accrue d'un couvert de graminées aux ligneux s'il est placé en situation ombragée. Les drageons de peuplier faux-tremble semblent faciliter l'introduction des semis en amoindrissant la résistance du couvert dominé par *Rubus*. Cette déstructuration inaugure une nouvelle phase de la dynamique qui marque une accélération du recrutement. Un autre processus de supplantation des colonies de *Rubus* par le cerisier de Pennsylvanie est proposé par Truax *et al.* (1993). Il apparaît que les colonies de *Rubus* sont résistantes si elles sont pures et denses, par contre les colonies envahies de drageons arborescents deviennent très perméables aux semis. On peut présumer qu'il s'agit d'un processus de déstructuration qui accompagne d'une certaine perte de vigueur de la strate herbacée, laquelle est limitante pour

l'établissement des semis.

(c) Espèces d'affinité humide (4A, 4B, 4C)

Les espèces de milieux humides ont fait l'objet de peu d'évaluation de résistance. Mercier *et al.* 1999 rapportent la résistance constante et ancienne des roselières à *Phragmites australis*. Les genres *Juncus* et *Scirpus* et *Carex* n'ont fait l'objet d'aucune évaluation de résistance, mais sont rapportés comme une composante de communautés stables (White 1965). Le statut hydrique de ces communautés contribue de façon certaine à leur faible envahissement, leur conférant une forte densité, une forte diversité spécifique, et peut-être une dynamique propre, caractérisée par des successions plus lentes (succession hydrarche). Les groupes humides accèdent à la résistance en 2002 et 2003 (figure 6b-6c). Ce changement coïncide avec l'émergence graduelle de *Juncus effusus* et *Scirpus cyperinus* comme dominants.

(d) *Trifolium* spp. (1A, 1-B)

Seul *Trifolium repens* parmi les trèfles a fait l'objet d'évaluation. Buckley (1984) rapporte un bon couvert sur site fertile mais qui tend à disparaître sur 3 ans. Selon cet auteur, le couvert de trèfle quoique éphémère est résistant, et non facilitateur sur un sol favorable, alors que sur sol peu fertile, un couvert de trèfle même de faible densité semble favoriser les semis de certaines espèces (*Acer pseudoplatanus*). Selon Suffling

et al. (1979) *Trifolium repens* et *Trifolium hybridum* sont inefficaces dans la maîtrise des semis d'arbres, et sont surtout utiles pour favoriser l'implantation de graminées. Cette étude n'a cependant été menée que sur une seule saison. Les résultats obtenus dans la présente étude combinent toutes ces observations, d'abord résistants en 2001 (figure 6a), les trèfles deviennent perméables avant de céder la place à *Phleum pratense* (tableau IV), l'autre composante du mélange ensemencé sur les sites aménagés. Encore une fois la perte de résistance, qui se manifeste par l'augmentation des semis de l'année en 2002 pour ces couverts, précède le déclin.

c) *Phleum pratense* (1B, 1C)

Les couverts dominés par *P. pratense* ont une bonne performance d'établissement après deux ans. Le groupe 1B-02 est le plus résistant en 2002 (figure 6b), et le groupe 1C-03 est encore parmi les plus résistants en 2003 (figure 6c). Les semis de l'année sont cependant en hausse en 2003, hausse légère mais significative qui laisse deviner, sinon une déstructuration, du moins un plafonnement du pouvoir inhibiteur de ce type de couvert.

Des communautés stables de *P. pratense* ont également été rapportées par Beckwith *et al.* (1954) qui le considère toutefois comme une espèce occasionnelle (au Michigan). Se basant sur une seule année d'observation, Suffling *et al.* (1979) rapportent que *P. pratense* est résistant en mélange avec une légumineuse. Cette espèce semble en effet

étendre son implantation sur plusieurs années. Buckley (1981) de son côté démontre que le désherbage chimique d'un couvert constitué en partie de *Phleum pratense* avantage les jeunes semis de Frênes communs (*Fraxinus excelsior*) et d'érable de Norvège (*Acer platanoïdes*) en favorisant leur croissance, ce qui implique un rôle inhibiteur du couvert.

3.4. Part relative des trois ensembles de facteurs.

Les trois ensembles de variables étudiés ne sont pas indépendant les uns des autres. La partition de la variation des trois années successives permet de quantifier l'influence relative des trois ensembles de facteurs traités, et de voir comment ils se recoupent (figure 7a, 7b, 7c). En comparant les partitions des trois années successives, on remarque la prépondérance et la stabilité très grande de l'influence des semenciers de bordure au cours des trois années de l'étude soit 32,5% en 2001, 33,1% en 2002, et 33,9% en 2003. La portion de la variation expliquée uniquement par ce facteur à l'exclusion de toute influence du couvert ou des propriétés du terrain varie de 15,7% à 22,5%.

La même stabilité se retrouve chez les variables environnementales dont l'influence globale se maintient (19,9% en 2001; 17,3% en 2002, et 18,9% en 2003). Par contre la part expliquée par les couverts, modeste en 2001 et 2002 s'accroît fortement en 2003

Figure 7 a) Partition du pouvoir explicatif des trois ensemble de variables (bordure, variables abiotiques, et groupes de végétation) sur les espèces de semis arborescente en 2001. La partition a été effectuée à partir de R^2 ajustés.

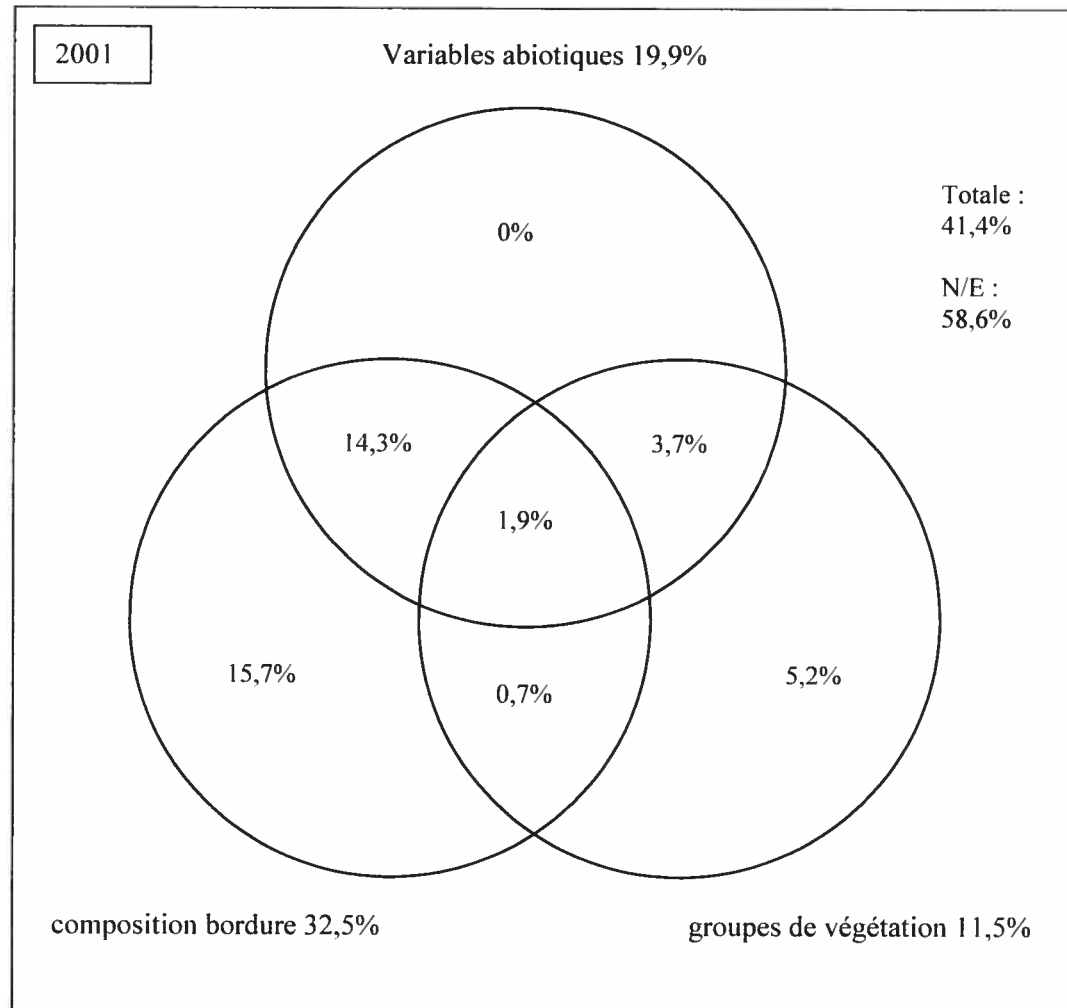


Figure 7 b) Partition du pouvoir explicatif des trois ensemble de variables (bordure, variables abiotiques, et groupes de végétation) sur les espèces de semis arborescente en 2002. La partition a été effectuée à partir de R^2 ajustés.

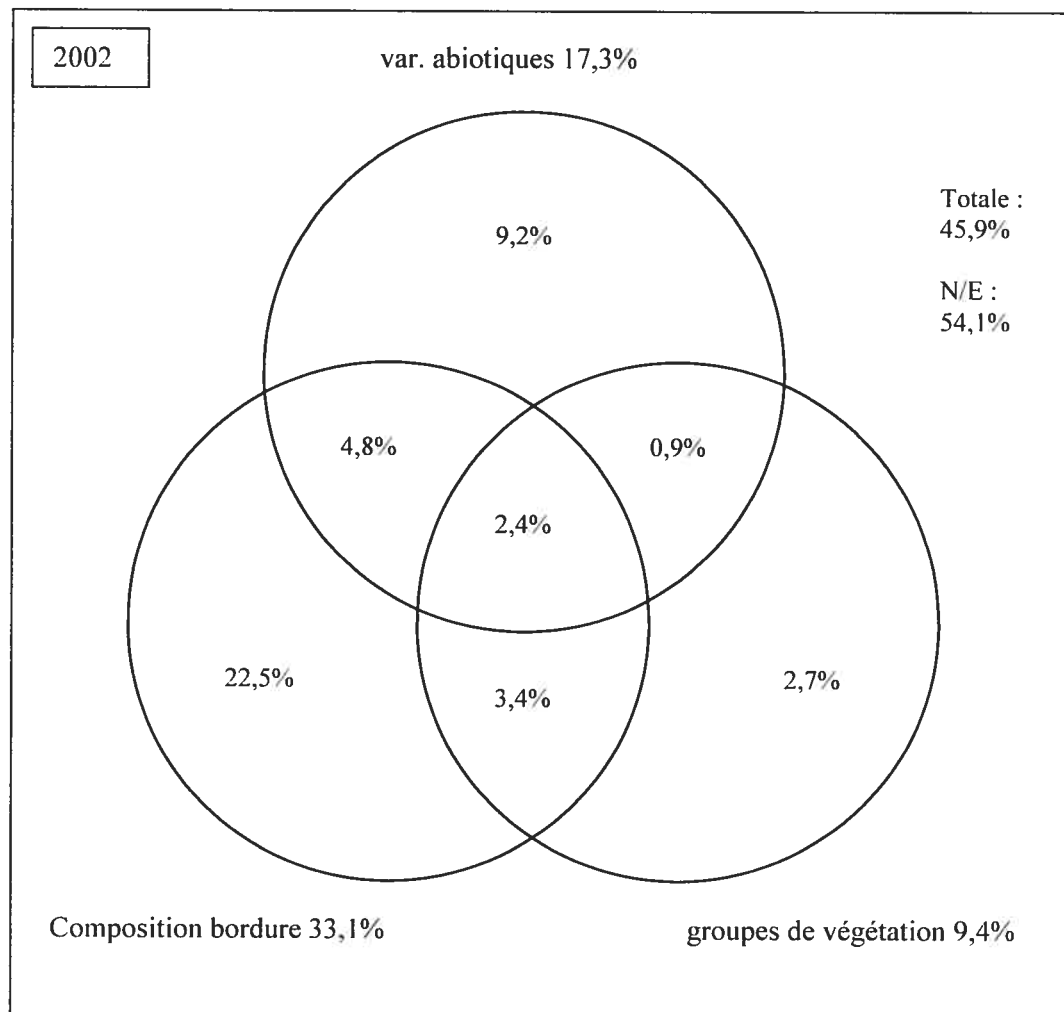
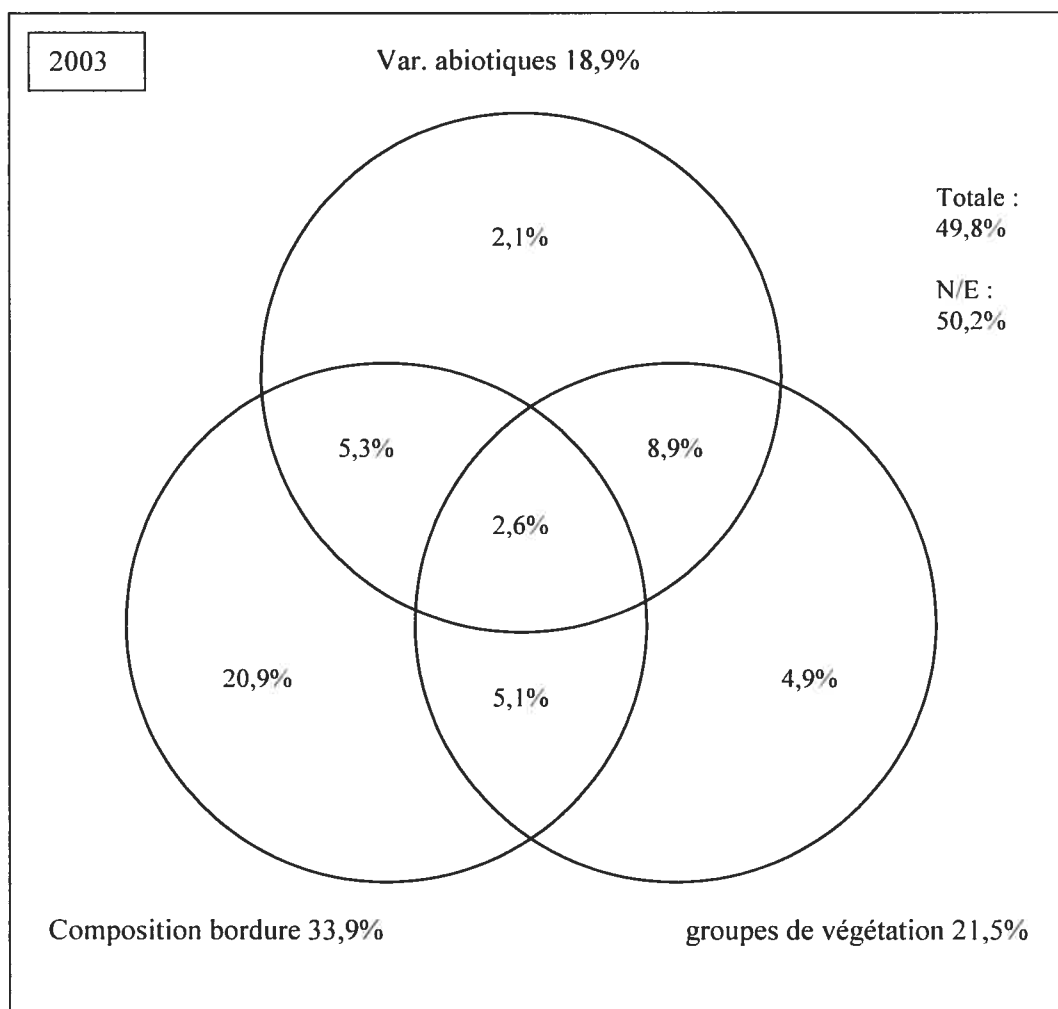


Figure 7 c) Partition du pouvoir explicatif des trois ensemble de variables (bordure, variables abiotiques, et groupes de végétation) sur les espèces de semis arborescente en 2003. La partition a été effectuée à partir de R^2 ajustés.



pour atteindre 21,5%. Ce phénomène reflète la structuration croissante des couverts ainsi que leur sélectivité, c'est à dire leur capacité croissante à filtrer les semis qui s'y établissent. Ce rôle de filtre consiste, selon le cas, à tolérer ou même à faciliter l'implantation de certaines espèces de semis et d'en inhiber d'autres. On peut avancer l'idée qu'à partir de 2003, la période initiale d'établissement des semis est terminée et que nous entrons dans la dynamique du relais. Les résultats confirment que cette tolérance sélective du couvert existe et peut dans une certaine mesure (13,8%) s'exprimer indépendamment de la composition locale des pluies de semences (figure 7c).

Cependant la plus grande partie de la variation expliquée et attribuée aux groupes de végétations est partagée avec les autres ensembles (11,5% avec les variables environnementales, et 7,7% avec les semenciers). La part de la variation partagée avec les variables de l'environnement rappelle que les couverts comme les semis sont liés aux gradients environnementaux, et que les propriétés du couvert ne peuvent s'exprimer que dans des conditions abiotiques précises. Cette part commune (11,5%) s'est accrue en 2003 par rapport à 2002 (3,3%) et 2001(5,6%) ce qui semble témoigner d'une spécialisation croissante des couverts végétaux réalisées par des transitions d'espèces, et par des reculs d'espèces mal adaptées aux caractéristiques du milieu comme les espèces ensemencées. Par exemple, l'abondance des bouleaux gris en milieu plus sec coïncide avec sa préférence pour un couvert très ouvert et clairsemé constitués de graminées xérophiles, couvert qui se constitue en 2002 (1F-02) et qui atteint un développement

maximal en 2003 (1F-03).

La part commune entre bordure et variables de l'environnement doit être importante dans la mesure où les préférences écologiques sont normalement partagées entre semis et semenciers. Cependant, la part commune entre la composition de la bordure et les facteurs environnementaux évolue au cours de la période. En 2001 (figure 7a), cette part est effectivement importante (0,161) et absorbe presque complètement la part des variables environnementales, elle subit une forte baisse en 2002 et 2003 avec 7,2% et 7,9% respectivement. En 2001, la bordure englobe la plus grande partie de la variation environnementale, en 2002, cette dernière est devenue indépendante, et en 2003, elle est en grande partie englobée dans la variation due au couvert. On assiste donc à l'émergence d'un contrôle environnemental des semis en 2002 indépendant de l'influence de la bordure, lequel est filtré en 2003 par la tolérance sélective du couvert.

La portion commune aux couverts et à la bordure arborescente est aussi une fraction croissante avec le temps (2,6%, 5,8%, et 7,7% en 2001, 2002 et 2003 respectivement). Bordures et couverts expliquent donc conjointement une part croissante de la variation. Cette croissance démontre que bien que le rôle de filtre du couvert soit en progression, il reste dépendant des semenciers locaux dans une proportion qui reste constante. Il faut donc considérer le rôle du couvert essentiellement comme un phénomène relatif.

Il y a forcément des effets de l'environnement qui s'exercent à la fois sur la

composition de la bordure et du couvert, et qui peuvent produire des effets indirects qui se confondent avec l'effet direct du couvert sur les semis. Par exemple, les couverts de *Solidago canadensis* peuvent être plus abondants là où le sapin baumier est abondant en bordure. Donc un effet situé en amont pourrait être responsable d'un effet attribué à la tolérance sélective du couvert. Il s'agit peut-être d'un exemple illustrant la portion centrale de la partition, commune aux trois ensembles. La notion de résistance du couvert doit alors être doublement relativisée, en précisant qu'elle s'exerce dans telles conditions environnementales et sous telle pression d'envahissement, conditions qui lui sont naturellement propres.

4. Conclusions

La théorie d'Egler est une théorie générale plutôt qu'une méthode prédictive, et à ce titre il n'est pas aisé de la vérifier ou de l'invalider. La période initiale n'y est pas précisément définie. On peut dire qu'il s'agit de la période d'établissement avant que le couvert végétal n'exerce une influence prépondérante sur la germination et l'implantation de nouvelles espèces (dont les espèces arborescentes). Passée cette période initiale, nous entrons dans la dynamique (plus lente) du relais. Comme l'avait prévu Egler, le concept de composition floristique initiale n'explique pas tout, mais serait responsable de la composition finale de 90% des peuplements contre 10% pour le relais (Egler 1954). À la lumière des résultats nous serions portés à minimiser quelque peu ces pourcentages purement indicatifs, mais l'idée générale reste valide.

La principale nuance qu'on pourrait apporter concerne le comportement individuel des espèces lors de leur implantation. Les sapins baumiers et frênes semblent s'installer préférentiellement au stade herbacé établi, plutôt qu'au stade initial. Le cas de l'érable à sucre pose à lui seul beaucoup de questions parce qu'il n'est représenté que modestement dans certains milieux très ouverts, et ne semble pas s'insérer avec facilité dans une matrice herbacée plus dense. Il se peut que son mode d'implantation requière des conditions forestières limitant d'avantage la compétition de la strate herbacée, ce qui situerait sa dynamique plutôt du côté du relais. Le cas n'est pas anodin étant donné l'importance que possède cette espèce dans le sud du Québec.

L'influence relative des semenciers de bordure, des variables environnementales, et des différents couverts végétaux sur la phase d'établissement des jeunes semis arborescents a été mise en évidence. Si l'influence des semenciers se révèle prépondérante, il n'en reste pas moins que les variables de l'environnement continuent à exercer une part de contrainte sur la régénération arborescente par semis. La composition du couvert exerce également une influence déterminante qui atteint 21,5% de la variation. Du point de vue dynamique, l'influence du couvert est en évolution dans le temps, ce qui résulte vraisemblablement d'un phénomène de structuration croissante. Cette structuration permet l'expression d'une certaine tolérance différentielle et sélective des couverts. Si les espèces intolérantes à l'ombre préfèrent des situations qui minimisent la compétition, certaines espèces comme les frênes et le sapin baumier s'installent de préférence sous des couverts plus denses, ce qui prolonge leur période d'implantation. Les couverts les plus résistants après quatre ans sont dominés respectivement par *Phleum pratense*, *Scirpus cyperinus*, *Rubus idaeus*, et *Solidago canadensis*; ce dernier est le plus résistant à l'implantation de nouveaux semis et offre les meilleures perspectives de résistance à long terme. Les résultats obtenus permettent de mieux comprendre les premières phases d'implantation des semis après une coupe à blanc. Un suivi à plus long terme serait nécessaire pour confirmer si cette dynamique initiale imprime une orientation définitive sur la succession et si elle est déterminante pour expliquer la composition future.

Références

- Ansseau, C., G. Gagnon, et L. Vasseur. 1996. Écologie forestière. Domaine de l'érablière à tilleul. Pages 171-183 in J.A. Bérard, éditeur. Manuel de foresterie. Ordre des ingénieurs forestiers du Québec et Presses de l'Université Laval. Québec, Canada.
- Baer, A.J., W.H. Poole, P. St-Pierre, et Y. Savard. 1970. Rivière Gatineau. Compilation géologique de la Commission géologique du Canada. Feuille 31, carte 1334A.
- Barbour, M.G., J.H. Burk, W.B. Pitts, F.S. Gilliam, M. W. Schwartz. 1999. Terrestrial plant ecology. Troisième édition. Benjamin-Cummings. New-York.
- Bartha, S., S.J. Meiner, S.T.A. Pickett, et M.C. Cadenasso. 2003. Plant colonization windows in a mesic old field succession. *Applied Vegetation Science* 6:205-212.
- Berkowitz, A. R., et C. D. Canham. 1993. Ecological perspectives on tree invasion in ROW: Net competitive effects of intact vegetation. Pages 54-58 in Doucet, J., C. Séguin, et M. Giguère, éditeurs. Proceedings of the 5th international symposium on environmental concerns in ROW management, 19-22 September 1993, Montréal, Canada.
- Berkowitz, A. R., C.D. Canham, V.R. Kelly, et A. Berkowitz. 1995. Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* 76:1156-1168.
- Boivin, P., J. Brisson, C. Lareau, A. Bouchard, et F. Gauthier. 2000. Suivi de l'évolution de la nouvelle ligne à 735 kV Des Cantons- Saint-Césaire. Institut de Recherche en biologie végétale. Rapport de recherche. Déposé à la bibliothèque de botanique de l'Université de Montréal. 44 pages.
- Borcard, D., P. Legendre, et P. Drapeau. 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* 73(3):1045-1055.
- Bramble, W. C., W. R. Byrnes. 1983. Thirty years of research on development of plant cover on an electric transmission ROW. *Journal of Arboriculture* 9:67-74.
- Brisson, J., A. Meilleur, M.J. Fortin, et A. Bouchard. 1997. Edge effects on vegetation in ROW. Pages 25-33 in J. R. Williams, J. W Goodrich-Mahoney, J. R. Wisniewski, et J. Wisniewski, éditeurs. Proceedings of the 6th international symposium on environmental concerns in ROW management, 24-26 February 1997, New Orleans, Louisiana, USA.

Buckley, G.P. 1984. The use of herbaceous companion species in the establishment of woody species from seeds. *Environmental Management* **13**:223-240.

Byrnes, W. R., W. C. Bramble, R. J. Hutnik, et S. A. Liscinsky. 1993. ROW site factors responsible for resistance of certain plant cover types to tree invasion. Pages 76-80 *in* J. Doucet, C. Séguin, M. Giguère, éditeurs. Proceedings of the 5th international symposium on environmental concerns in ROW management, 19-22 September 1993, Montréal, Québec.

Cain, N. P. 1997. Old field vegetation for low maintenance highway ROW. Pages 47-54 *in* J. R. Williams, J. W. Goodrich-Mahoney, J. R. Wisniewski, et J. Wisniewski, éditeurs. Proceedings of the 6th international symposium on environmental concerns in ROW management, 24-26 February 1997, New Orleans, Louisiana, USA.

Callaway, R.M., et L.R. Walker. 1997. Competition and facilitation, a synthetic approach to interaction in plant community. *Ecology* **78**:1958-1965.

Canfield, R.H. 1941. Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of forestry* **39**(4): 388-394.

Canham, C. D., J. D. Hill, A. R. Berkowitz, et R. S. Ostfeld. 1993. Ecological perspectives on tree invasion in ROW Quantifying variation among communities in resistance to tree invasion. Pages 81-86 *in* Doucet, J., C. Séguin, et M. Giguère, éditeurs. Proceedings of the 5th international symposium on environmental concerns in ROW management, 19-22 September 1993, Montréal, Canada.

Cogliastro, A., K. Benjamin, A. Bouchard. 2006. Effect of full or partial clearing, with or without herbicide, on weed cover, light availability, and establishment success of white ash in shrub communities of abandoned pastureland in Southwestern Quebec, Canada. *New Forests*. **32**: 197-210.

Cogliastro, A., D. Gagnon, D. Coderre, P. Bhéreur. 1990. Response of seven hardwood tree species to herbicide, rototilling, and legume cover at two southern Quebec plantation sites. *Canadian Journal of Forest Research*. **20**(8): 1172-1182.

Connell, J.H., et R.O. Slatyer. 1977. Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* **111**:1119-1144.

de Blois, S., J. Brisson, et A. Bouchard. 1999. Revue sur l'approche de maîtrise biologique de la végétation des emprises par les communautés de plantes herbacées. Rapport présenté à Gaz Métropolitain. Institut de Recherche en biologie végétale.

Déposé à la bibliothèque de botanique de l'Université de Montréal. 87 pages.

de Blois, S., J. Brisson, et A. Bouchard. 2002. Selecting herbaceous plant covers to control tree invasion in ROW. Pages 103-110 *in* Goodrich-Mahoney, J., C. Guild, D. Mutrie, éditeurs. Proceedings of the 7th International Symposium on environmental concerns in ROW management, Elsevier, Calgary, Canada.

de Blois, S., J. Brisson; et A. Bouchard. 2004. Herbaceous covers to control tree invasion in ROW : Ecological concepts and applications. *Environmental Management*, **33**(5): 606-619.

de Stevens, D. 1991a Experiments on mechanisms of tree establishment in old fields succession: Seedling emergence. . *Ecology* **72**:1066-1075.

de Stevens, D. 1991b Experiments on mechanisms of tree establishment in old fields succession: Seedling survival and growth. *Ecology* **72**:1076-1088.

Egler, F.E. 1953. Vegetation Management for Rights-of-Ways and Roadsides. Annual Report of the Smithsonian Institution 1953. p. 299-322.

Egler, F.E. 1954. Vegetation Science Concept. I. Initial Floristic Composition, a factor in old field vegetation development. *Vegetation*, **4**:412-417.

Environnement Canada, Service météorologique du Canada. Normales et moyennes climatiques au Canada 1971-2000. [Version électronique en ligne].
http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/index_f.html consulté le 17 février 2006.

Frontier, S. 1976. Étude de décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales : comparaison avec le modèle du bâton brisé. *Journal of experimental marine biology and ecology* **25**:67-75.

Gadd, N.R., B.D. McDonald, et W.W. Shilts. 1972. Deglaciation of southern Quebec. Geological Survey of Canada, paper 71-47, Ottawa, Canada.

Gardescu, S., et P.L. Marks. 2004. Colonization of old fields by trees vs shrubs: seed dispersal and seedling establishment. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **131**(1): 53-68.

Gill, D.S., et P.L. Marks. 1991. Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York. *Ecological Monographs* **61**(2):183-205.

Gosselin, J., P. Grondin, et J.P. Saucier. 1999. Rapport de classification écologique:

érablière à tilleul de l'est. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. Publication RN99-3030.

Grime, J. P. 1979. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* **242**:344-347.

Holmgren, M., M. Scheffer, et M.A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant community. *Ecology* **78**(7):1966-1975.

Hooper, E, P. Legendre, et R. Condit. 2004. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. *Ecology*, **85**(12):3312-3326.

Hill, J. D., C. D. Canham, et D. M. Wood, 1995. Patterns and causes of resistance to tree invasion in ROW. *Ecological Applications* **5**:459-470.

Köchy, M., et S. D. Wilson. 2000. Competitive effects of shrubs and grasses in prairie. *Oikos* **91**:385-395.

Lareau, C., J. Brisson, et A. Bouchard. 1999. Suivi de l'évolution d'une nouvelle emprise de ligne de transport d'électricité. Institut de Recherche en biologie végétale. Rapport de recherche. Déposé à la bibliothèque de botanique de l'Université de Montréal. 43 pages.

Legendre, P., et E.D. Galagher. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129**:271-280.

Legendre, P., et L Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Seconde édition. Elsevier. New-York, USA.

McDonald, B.C. 1966. *Surficial Geology Richmond-Dudswell*, Québec. Geological Survey of Canada. Ottawa, Canada.

Meilleur, A., H. Véronneau, et A. Bouchard. 1994. Shrub communities as inhibitors of plant succession in Southern Quebec. *Environmental Management* **18**:907-921.

Meilleur, A., H. Véronneau, et A. Bouchard. 1997. Shrub propagation techniques for biological control of invading tree species. *Environmental Management* **21**:433-442.

Mercier, C., J. Brisson, A. Bouchard. 2001. Demographic analysis of tree colonization in a 20-year-old ROW. *Environmental Management* **28**:777-787.

Mercier, C. 1999. Démographie de la colonisation arborescente dans une emprise de

ligne à haute tension dans le sud-ouest du Québec. Mémoire de maîtrise présenté à la Faculté des études supérieures. Université de Montréal. Montréal, Canada.

Ministère des Ressources Naturelles et de la faune. Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec. [Version électronique en ligne]

<http://www.mrnf.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-inventaire-zones-carte.jsp> consulté le 8 juillet 2006

Niering, W. A. 1987. Vegetation dynamics succession and climax in relation to plant community management. *Conservation Biology* 1:287-295.

Niering, W. A., et R. H. Goodwin. 1974. Creation of relatively stable shrublands with herbicides: Arresting succession on ROW and pastureland. *Ecology* 55:784-795.

Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray, et D. Borcard. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* (sous presse).

Pickett, S.T.A., et M.L. Cadenasso, et S. Bartha. 2001. Implications from the Buell-Small Succession Study for vegetation restoration. *Applied Vegetation Science* 4:41-52.

Pound, C. E., et F. E. Egler. 1953 Brush control in southeastern New York: Fifteen years of stable tree-less communities. *Ecology*, 34, 63-73.

Prichonnet, G. 1984. Géologie des formations de surfaces, Granby, Québec. Commission géologique du Canada. Carte 4-1984. Ottawa, Canada.

Rao, C.R. 1964. The use and interpretation of principal component analysis in applied research. *Sankhyā. The Indian journal of statistics. Serie A* 26(4):329-358.

Scherrer, B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin éditeur, Boucherville, Canada.

Tilman, D. 1982. Potential role of allelopathy in row vegetation. Pages 416-420 in Crabtree, A.F. éditeur. *Proceedings of the 3rd International Symposium on Environmental Concerns in Rights-of-Way Management*, 15-18 février 1982, San Diego, Californie.

Tilman, D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58:3-15.

Truax, B., D. Gagnon, F. Lambert, et N. Chevrier. 1993. Nitrate assimilation of raspberry and pin cherry in a recent clearcut. *Canadian Journal of Botany*, 72:1343-1348.

Werner, P., I.K. Bradbury, et R.S Gross. 1980. The biology of Canadian weeds. Canadian Journal of Plant Science, **60**:1393-1409.

Wilson, S. D, et D. Tilman. 1995. Competitive responses of eighth old-field plant species in four environments. Ecology, **76**:1167-1180.

